

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Strassburg.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Fünfzehnter Band.

Mit 37 Tafeln und 2 Holzschnitten.

Bonn,

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen).

1878.

Inhalt.

Ueber die Entwickelung der Nerven aus Plasmazellen beim Frosche.

Von

Dr. **Korybutt-Daszkiewicz** aus Warschau.

Hierzu Tafel I.

Im Verlauf einer Untersuchung über die Entwickelung der peripherischen Nerven kam ich auf den Gedanken, die bei Frühlings-Fröschen eintretende Neubildung der Gewebe auch in Bezug auf die Nerven zu untersuchen.

Bereits bei den ersten, Frühjahrs-Fröschen entnommenen Objecten, bekam ich Gebilde zu Gesicht, welche mir bisher nur als embryonale Nervenfasern bekannt, und die, je weiter in den Sommer hinein, in allen Stufen der Entwickelung bis zur histologischen Reife anzutreffen waren. Einmal auf das Vorkommen dieser Neubildung von Nervenfasern aufmerksam gemacht, galt es nun festzustellen, welchen histologischen Elementen dieselbe ihre Entstehung verdanken. Nach zahlreichen Untersuchungen ist es mir gelungen, in den, zwischen den überwinternden Fasern vorkommenden Bildungs- oder Plasmazellen (Waldeyer) diejenigen Gewebselemente zu erkennen, welche der Neubildung der peripherischen Nervenfasern zu Grunde liegen. Ehe ich zur Schilderung der einschlägigen Beobachtungen übergehe, sei es mir gestattet, einige Data über die, für den vorliegenden Gegenstand so wichtigen Plasmazellen, vorauszuschicken.

Diese Gebilde wurden zuerst von v. Recklinghausen[1]) im Omentum und der Pleura junger Kaninchen gesehen, und als grosse, eigenthümliche Bindegewebskörperchen beschrieben. Bald darauf fand Kühne[2]) im intermuskulären Bindegewebe des Frosches Zellen, welche er als grobkörnig, im durchfallenden Lichte trübe, im auffallenden weisslich aussehend, bezeichnete und ebenfalls den Bindegewebselementen zuzählte; ferner wies dieser Beobachter nach, dass die körnige Beschaffenheit der Zellen nicht von Fettmolecülen herrühre, und dass ihrem Protoplasma die Contractilität abginge. In der Folge hat Cohnheim[3]) in der Zunge des Frosches ähnliche Gebilde gesehen, deren mannigfaltige Formen ihm auffielen, und die er, ohne sie mit den Kühne'schen Zellen zu identificiren, als besondere Bindegewebselemente betrachtete. Rollett[4]) erwähnt dieser Zellen im Unterschenkel des Frosches, und schrieb ihnen eine überwiegend längliche Form und das Bestreben zu, mit ihren spitzen Enden unmittelbar an einander zu stossen. v. Biesiadecki[5]) fand sie im Unterhautzellgewebe und zwar vorherrschend im Verlauf der Blutgefässe. Nach E. Klein[6]) kommen überall in den bindegewebigen Organen, wie auch in serösen Häuten, rundliche, granulirte Protoplasmaklumpen mit einem oder mehreren Kernen vor, welche, zwischen den gestreckt verlaufenden Bindegewebsbündeln der serösen Häute, eine mehr spindelförmige Form annehmen. Auch in den Scheiden der dicken Froschnerven sind sie von diesem Forscher angetroffen worden[7]).

Die Mannigfaltigkeit der Form und ihres Vorkommens könnte dem Gedanken Raum geben, als seien die, von den Autoren in den verschiedenen Organen aufgefundenen Zellen heterogene Gebilde. Daher musste es als ein Fortschritt betrachtet werden, als Wal-

---

1) v. Recklinghausen. Ueber Eiter- und Bindegewebskörperchen. Virchow's Archiv 28. Bd.

2) Kühne. Ueber das Protoplasma. Leipzig 1864.

3) Cohnheim. Ueber das Verhalten der fixen Bindegewebszellen. Virch. Arch. 45. Bd.

4) Rollett. Stricker's Hdb. d. Gwblehre. I. Bd. S. 40.

5) v. Biesiadecki ibidem. S. 583.

6) E. Klein ibidem S. 621.

7) Derselbe. Handbook for the phys. Labor. London S. 37.

deyer[1]) in allen jenen Zellen dieselben Gewebselemente erkannte, ihr Vorkommen in fast allen Organen nachwies, und dieselben als Bildungszellen des Bindegewebes oder Plasmazellen in die Histologie einführte. Wichtig für die uns beschäftigende Frage ist der Umstand, dass Waldeyer unter anderem die von Sigmund Mayer[2]) als Bildungszellen des Frosch-Sympathicus beschriebenen Gebilde, ebenfalls für Plasmazellen erklärte. Bekanntlich hat Sig. Mayer im Sympathicus und der Nebenniere des Frosches die sogenannten Zellennester beschrieben, welche in letzter Instanz von den rothen Blutkörperchen abstammen und nach der Vermuthung dieses Autors das Material für Neubildung von Nervenzellen und Fasern liefern sollen; auch sei das Auftreten dieser Zellen, ceteris paribus, von der Jahreszeit und vom Alter des Thieres abhängig. — Abgesehen von den vereinzelten Berichtigungen, welche die Angaben Waldeyer's erfahren haben, können dieselben als Grundlage unserer heutigen Kenntniss dieser Gebilde betrachtet werden.

Der neueste Bearbeiter dieses Gegenstandes, Ehrlich[3]), glaubt, indem er in dem Dahliafarbstoff ein Mittel gefunden, welches die Plasmazellen lebhaft färbt, dieselben dadurch von den anderen Zellen unterscheiden zu können. Nachdem er durch dieses Verfahren die Anwesenheit der Plasmazellen in fast allen Organen mit Ausnahme der Nebenniere und des Hodens (gegen Waldeyer) constatirt, theilt er sie ihrer Form nach in zwei Gruppen, polyedrische und Spindelzellen, wobei er, die letzteren betreffend, hervorhebt, dass die längeren Spindelzellen eine Neigung mit einander zu verschmelzen zeigten, wodurch ausserordentlich lange Gebilde mit mehreren Kernen entständen, die sich meist dem Verlauf der Capillaren anschlössen.

Aus dem Vorhergehenden wird ersichtlich, dass, abgesehen von einzelnen noch zweifelhaften Erscheinungsarten, die Plasmazellen in ihren prägnanten Formen als ein Gewebselement sui generis aufzufassen sind, deren Abstammung allerdings noch unaufgeklärt bleibt, was um so mehr zu bedauern ist, als ja ihre

---

1) Waldeyer. Ueber Bindegewebszellen. Dieses Archiv XI. Bd.

2) Sigmund Mayer. Beobachtungen und Reflexionen u. s. w. Wiener Acad. Sitz. Berichte. 3. Abth. LXVI Bd. 1872.

3) Ehrlich. Beiträge zur Kenntniss der Anilinfärbung. Dieses Archiv 13. Band.

Beziehung zur Neubildung der Nerven in einem noch nicht gelösten Widerspruche mit den bisherigen Anschauungen vieler Embryologen zu stehen scheint.

Ich gehe jetzt zur näheren Begründung der Eingangs erwähnten Entstehung der Nerven aus den Plasmazellen über. Versetzt man einen Frosch, dem lange Zeit (mindestens mehrere Wochen hindurch) die Nahrung entzogen worden, in günstigere Verhältnisse, beispielsweise in ein offenes Garten-Aquarium, so zeigen sich schon nach ein paar Wochen überall in den verschiedenen Geweben reichliche Plasmazellen. An den Nerven, welche uns zunächst beschäftigen, treten sie zwischen den Fasern und im Verlaufe der Capillaren auf.

Die Zellen sind hier zuerst oval, mit einem bei guter Färbung deutlichem, länglichem Kerne und grobkörnigem, trübem Protoplasma. Nach und nach wachsen diese Zellen, durch die sie unmittelbar begrenzenden Nervenfasern in ihrer seitlichen Ausbreitung beschränkt, in einer zu den Nervenfasern parallelen Richtung, zu mehr oder weniger langen Protoplasmasträngen aus. Dies Wachsthum des Protoplasma findet entweder gleichzeitig an beiden Polen der Zelle statt, oder (wie es Fig. 4 u. 5 zeigt) es erfolgt die Verlängerung nur einseitig, während um den Kern herum ein Theil des Protoplasma sich zu einer Anschwellung sammelt, welche alsdann auf dem verlängerten Theile, gleichsam wie der Kopf auf dem Nagel, aufsitzt; auch diese Ansammlung betheiligt sich in der Folge an der weiteren Entwickelung des Protoplasmastranges. Die nächste Erscheinung ist die Theilung der Kerne und ihr Auseinanderrücken in der Richtung des auswachsenden Protoplasma. Dieser Process wiederholt sich fort und fort, bis die verlängerte Zelle eine neue Plasmazelle berührt, und mit ihr zu verschmelzen scheint. Ich sage ausdrücklich: „scheint", weil der Act der Verschmelzung selbst sich nicht verfolgen lässt, und andererseits auch durch fortgesetzte Theilung der Kerne das Auswachsen einer einzigen Plasmazelle zu einer Nervenfaser immerhin möglich wäre. Dass jedoch bei der Neubildung von Nerven die Verschmelzung der häufigere Vorgang sein muss, ersieht man aus der grossen Anzahl von Plasmazellen zwischen den Nervenfasern, und dem Mangel an solchen Bildern, welche auf einen Zerfall oder eine anderweitige Verwendung derselben hinwiesen.

Inzwischen nehmen einige der oben beschriebenen protoplas-

matischen Zellenfasern an Dicke bedeutend zu, während andere hingegen dünn bleiben. An beiden Arten der Fasern kommt eine zuerst mehr punktförmige, später rein lineare Längsstreifung zum Vorschein, welche auf neben einander liegende Axenfibrillen zu beziehen ist, worauf, neben dem optischen Bilde, auch die Tinctionsfähigkeit für Anilin hinweist (Remak'sche Fasern).

Hand in Hand mit dieser Erscheinung treten einige Kerne aus dem Inneren der Fasern an ihre Oberfläche (was ausnahmsweise schon an den Plasmazellen selbst zu beobachten ist), wobei die Kerne jedoch fortfahren sich zu vermehren, was so lange dauert, bis deren genug vorhanden sind, um für jeden aus dieser Längsstreifung hervorgegangenen Axencylinder als Ausgangspunkt der Schwann'schen Hüllenbildung dienen zu können.

Unmittelbar vor der Bildung des Markes verflüssigt sich die Grundsubstanz dieser Zellenfasern, wodurch die Axenfibrillen weniger deutlich sichtbar werden. Nach Osmium-Behandlung zeigt nämlich die Grundsubstanz der Fasern ein dem in den Capillaren geronnenen Serum ähnliches optisches Verhalten, weshalb ich eben eine Verflüssigung des Markes annehmen möchte. Dass dieses Entwickelungsstadium auch einer specifischen Veränderung des Protoplasmas entspricht, ersieht man aus dem Verhalten zu den verschiedenen Farbstoffen. Einerseits hat es die Tinctionsfähigkeit der Plasmazelle für Anilin eingebüsst, anderseits das eigenthümliche Verhalten gegen Osmiumsäure noch nicht erlangt. Bei einem Theile dieser Fasern jedoch erscheint jene Verflüssigung sehr wenig ausgesprochen, und die Axenfibrillen bleiben bis zum Auftreten des Markes deutlich sichtbar bestehen.

Die Bildung des Markes beginnt bereits vor der Umkleidung der jungen Axencylinder mit besonderen Scheiden, und tritt an den Fasern mit verflüssigtem Inhalte in Form von Varicositäten, an den anderen von vornherein als mit dem Axencylinder parallel verlaufende Anlagerung auf (Osmiumpräparate). Häufig verkleben hiebei die sog. Remak'schen Quadratplättchen eines Axencylinders mit einer benachbarten noch marklosen Faser, woraus zu ersehen ist, dass die Markbildung durchaus nicht gleichzeitig an allen Axencylindern einer Mutter-Faser auftritt. In dieser Weise entstandene Bündel junger Nervenfasern werden noch kurze Zeit von einer mehr oder weniger deutlich differenzirten Scheide um-

schlossen[1]), welche als der nicht verflüssigte und nicht zum Mark umgewandelte Theil der Plasmazelle aufzufassen ist.

Bei der Präparation lässt sich nicht selten eine solche junge Nervenfaser isoliren. Ist der Axencylinder noch nicht in seiner ganzen Länge vom Mark umgeben, so zeigt der marklose Theil mitunter eine pinselartige Auffaserung, welche erkennen lässt, dass der Axencylinder in diesem Entwickelungsstadium aus einer grossen Zahl von äusserst feinen Fibrillen zusammengesetzt ist.

Der Umstand, dass das Aussehen dieser, aus Plasmazellen entstandenen Stränge den sog. Remak'schen Fasern entspricht, veranlasste mich die Neubildung der Nerven im Froschsympathicus zu untersuchen. Hier zeigten mir schon die ersten Präparate die Anwesenheit von bündelweise angeordneten Axencylindern, welche sowohl in ihrer äusseren Erscheinung, als auch in ihrer Entwickelungsweise vollkommen mit der oben beschriebenen Form der Neubildung übereinstimmten.

Dieser Uebergang der marklosen Fasern, welche den Nerven der wirbellosen Thiere zu vergleichen sind, in markhaltige, scheint mir auch für die Phylogenese von einem gewissen Interesse zu sein[2]).

Neben diesem Entstehungsmodus kommt im Ischiadicus des Frosches noch eine andere Art von Neubildung der Nervenfasern vor. Während der Nahrungsentziehung degeneriren viele Nervenfasern, indem sie allmählich ihr Mark verlieren, oder besser, das Mark wandelt sich in eine protoplasmatische Flüssigkeit um. Der Axencylinder schwindet ebenfalls, oder wird unsichtbar, und zwar in seiner ganzen Länge, oder nur auf einzelne Strecken, und erscheint dann in viele Stücke zerfallen.

In der Folge, wenn der Frosch wieder in gute Ernährungsverhältnisse versetzt wird, entstehen auf eine mir nicht genau bekannte Weise, innerhalb der alten, diesen Process überlebt haben-

1) Diese bündelweise Anordnung der jungen Nerven hat bereits Weissmann bei Embryonen beobachtet und in der Zeitschrift für rationelle Med. VII. Bd. S. 209 beschrieben.

2) Littré et Robin. Dictionn. de médicine. XI Edition. p. 1002. halten die Remak'schen Fasern für solche, die auf einem früheren Entwicklungsstadium stehen geblieben sind, vgl. auch Sigmund Mayer: Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem. Arch. für Psychiatrie VI. Bd.



den Fasern, neue Nervenfasern, aus zwei oder aus mehreren Fäserchen zusammengesetzt. An diesen tritt das Mark ausschliesslich in der Form von exquisit varicöser Auflagerung auf. — Die letztere Art der Neubildung muss noch genauerem Studium unterworfen werden.

An den Gesammtscheiden der Nerven finden wir die Plasmazellen in den mannigfaltigsten Formen, runde oder mehr eckige, auf der inneren Fläche der Scheide schleierartig auflagernd; sie erreichen bisweilen sehr ansehnliche Dimensionen und wachsen nach allen Richtungen aus, indem sie nicht wie zwischen den Fasern in ihrer Wachsthumsrichtung gehindert werden. An den Rückenmarkshäuten kommen bisweilen ganze Geflechte von Plasmazellen vor, zwischen den Rückenmarksfasern und Zellen dagegen ist es mir nie gelungen solche Zellen aufzufinden.

Es bleibt mir schliesslich noch übrig des Verfahrens zu gedenken, welches bei diesen Untersuchungen angewandt wurde. Wie vorhin erwähnt, erhielt ich die besten Präparate von Fröschen, die, nachdem sie ohne Nahrung 2 Monate (im Sommer) gehalten, in ein offenes geräumiges Springbrunnenreservoir versetzt, und ca. 4 Wochen gut ernährt worden waren; auf diese Weise gelang es mir die Plasmazellen förmlich zu züchten.

Die Nerven wurden zuerst mit Osmiumsäure 1:200 behandelt, und darauf mit schwach angesäuerter Lösung von amoniakalischem Carmin gefärbt. Die schönsten, leider vergänglichen Bilder liefert Fuchsin; in Glycerin zerzupft, muss das Object sofort unter das Microskop gebracht werden. Ein für die Aufbewahrung entschieden bestes Verfahren gibt Ehrlich an, nämlich die Färbung mit Dahlia, Methylviolet, Fuchsin und anderen Anilinfarben, mit nachherigem Entwässern in Alcohol und dem Einschlusse in Terpentin. Die Isolation im verharztem Terpentin geht so zu sagen von selbst vor sich, weil die Fasern in ihrer ganzen Länge dem Terpentin anhaften, in Folge dessen findet auch selten Zerreissung statt. Will man jedoch den Elementen ihre ursprüngliche Gestalt erhalten, so muss man die Gewebe zuerst in Osmium härten. Diese Modification empfehle ich um so mehr, als sie auch die Prüfungstinction auf Plasmazellen (Ehrlich) nicht beeinträchtigt.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. I.

Fig. 1 u. 2. Plasmazellen aus dem Ischiadicus vom Frosch.
Fig. 3. Theilung des Kernes einer Plasmazelle.
Fig. 4. Stellung der Plasmazelle neben einem Kerne der Schwann'schen Scheide einer Nervenfaser, ein Verhältniss, welches sich öfters wiederholt.
Fig. 5. Auseinanderrücken der Kerne nach vorangegangener Theilung derselben.
Fig. 6. Plasmazelle zu einem Strange mit mehreren Kernen ausgewachsen; a Theilung des Kernes.
Fig. 7. Lagerungs-Verhältniss der Plasmazelle zu der Nervenfaser.
Fig. 8 u. 9. Aus Plasmazellen hervorgegangene protoplasmatische Stränge mit Kernen. Beginn der Längsstreifung. Fig. 9a Kern an der Seite der Faser, b eine durch Präparation hervorgerufene Spaltung.
Fig. 10. Protoplasmatischer Strang mit deutlicher Längsstreifung (Axenfibrillenbildung).
Fig. 11. Bildung von Nervenbündeln, a Axenfibrillen. b Fertige markhaltige Nervenfasern.
Fig. 12 u. 13. Aus einem Bündel isolirte Nervenfasern. 13. Der marklose Theil zeigt pinselartige Auffaserung (Axenfibrillen).
Fig. 14. a b c d Plasmazellen von der Innenseite der Gesammt-Nervenscheiden.

Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln.

Von

Wilhelm Breitenbach.

Hierzu Tafel II.

Vor einiger Zeit veröffentlichte ich im „Archiv für mikroskopische Anatomie", Band XIV, eine „vorläufige Mittheilung über einige neue Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln". Den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen bildete der eigenthümliche Bau

des Rüssels einer australischen Motte, Ophideres fullonica. Der Rüssel dieser Ophideres war schon zweimal beschrieben worden, bevor ich meine Untersuchungen anfing. Zuerst gab Herr J. Künckel in den Comtes rendus von 1875 einen kleinen Aufsatz: Les Lépidoptères à trompe perforante, destructeurs des oranges. Die Mittheilung enthält eine kurze Beschreibung und drei Zeichnungen, welche das Wesentliche der Organisationsverhältnisse ziemlich richtig, wenn auch nur schematisch, wiedergeben. Sodann publicirte etwas später Herr Francis Darwin im „Quarterly Journal of microscopical Science," vol. XV, eine Arbeit über denselben Gegenstand. Francis Darwin giebt eine genauere Beschreibung des Rüssels sowie einige Zeichnungen, von denen aber die eine Seitenansicht des Organes darstellende an einer Ungenauigkeit leidet, wie ich dies schon in meiner eben citirten „Vorläufigen Mittheilung" auseinandergesetzt habe.

Nachdem J. Künckel, Francis Darwin und ich selbst den Rüssel von Ophideres fullonica beschrieben und abgebildet haben, kann ich hier wohl auf nochmalige Beschreibung Verzicht leisten. Dahingegen mag es der Mühe werth sein, an dieser Stelle genauere Mittheilung über die Verwendung dieses eigenthümlich umgestalteten Organes durch den Schmetterling zu machen. Durch die Güte des Herrn Francis Darwin, der mir auch eine Anzahl afrikanischer und australischer Schmetterlinge zur Untersuchung freundlichst überliess, bin ich in den Besitz eines sehr interessanten Briefes gelangt, welchen Herr R. Trimen vom Cap der guten Hoffnung an Herrn Francis Darwin richtete, und in welchem sehr schöne Mittheilungen über diesen Gegenstand gemacht werden. Aus diesem Briefe mögen einige Stellen hier Platz finden. Herr Trimen schreibt Folgendes: „Im Mai 1863 sandte mir Frau Barber Exemplare einer Motte, die, wie sie behauptete, während der eben beendeten Jahreszeit sehr viele Früchte zerstört habe. Sie schrieb, dass das Insect gegen Ende Januars in grossen Mengen erschienen sei. Seine Angriffe waren nicht auf Pfirsiche beschränkt, sondern sie erstreckten sich auch auf Birnen, Pflaumen und Weintrauben. „Am Abend konnte man mehr als ein Dutzend von ihnen auf einer Pfirsiche sitzen sehen, die Säfte derselben saugend, bis nichts zurückgelassen war als der mit der dünnen, durchlöcherten Haut bedeckte Stein." Ich war zu jener Zeit etwas in Zweifel darüber, ob die Motte die Fähigkeit besitze, einen so zähen Stoff

wie die Haut einer gesunden Pfirsiche zu durchstechen, und in meiner Antwort an Frau Barber bat ich speziell um Nachricht über diesen Punkt, da ich vermuthete, es möchten nur abgefallene und faulende oder beschädigte Früchte sein, welche die Motten ansaugten. Meine Correspondentin antwortete indess Folgendes: „Sie durchstechen wirklich die Haut der Pfirsichen, indem sie nahe am Apex beginnen, wenn die Frucht oben reift, und dieselbe in Stücken (Flächen) durchbohren (s. Fig.), und die kleinen mit ihrem Rüssel gemachten Löcher kann man deutlich sehen. Viele der von ihnen zerstörten Früchte waren sehr grün; denn sie kamen in solchen Mengen, dass mit ihnen der Hunger Herr im Lande war, und sie mussten nehmen was sie finden konnten.“



Diese Mittheilungen beziehen sich auf eine afrikanische Motte aus der Familie der Ophiusidae, auf Achaea Chamaeleon; das Insect findet sich im Capland und namentlich häufig in Port Natal. Herr Trimen schreibt: „Anfang Februar 1867 sammelte ich in Natal und fand Achaea Chamaeleon äusserst massenhaft in D'Urban, besonders in den botanischen Gärten daselbst, wo es gar nicht möglich war einen Schritt an schattigen Stellen zu thun, ohne ein Dutzend oder mehr Individuen aufzujagen.“ Merkwürdiger Weise hatten aber in Natal die Leute keine so grossen Klagen über die Zerstörungen an Früchten durch Achaea Camaeleon geführt, wie in Grahamstown nach den Mitteilungen der Frau Barber geschah. Dagegen beklagten sich die Finwohner von D'Urban über eine andere Motte, Egybolis Vaillantina, welche viele Früchte zerstören sollte. Herr Trimen hat jedoch niemals den Schmetterling an auf den Bäumen befindlichen Früchten gesehen, sondern immer nur an abgefallenen und schon in Verwesung begriffenen. „Ich sah diese Motte niemals an Pfirsichen oder andern Früchten auf den Bäumen, aber ich beobachtete sie häufig an abgefallenen, auf dem Boden verfaulenden Pfirsichen emsig saugen; während ich vergeblich bemüht war, Achaea Chamaeleon bei derselben Beschäftigung zu finden, so massenhaft auch letzterer Schmetterling vorhanden war. Es ist möglich, dass sein übler Ruf daher entstanden ist, dass man ihn an abgefallenen Pfirsichen bemerkte.“ Den Grund, wesshalb Egybolis Vaillantina nur den Saft abgefallener und schon faulender Früchte saugt, werden wir später kennen lernen. Die Organisa-

tionsverhältnisse des Rüssels von Egybolis sind eben derart, dass nur weiche und zarte Gewebe durchstochen werden können.

Ueber die Zerstörungen, welche Ophideres fullonica an Orangen in Queensland in Australien anrichtet, hat Herr Anthelm Thozet in einer australischen Zeitung einen Bericht veröffentlicht. Da derselbe mir nicht zugänglich ist so kann ich leider Genaueres über denselben nicht mittheilen.

Bei meinen Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln hatte ich mir zunächst die Aufgabe gestellt, dem Ursprung und der genetischen Entwicklung der Organisationsverhältnisse nachzugehen, welche wir bei Ophideres fullonica so exquisit vorfinden. Mangel an Untersuchungsmaterial hinderte mich, meine Arbeit abzuschliessen, und ich gab nur eine kleine Mittheilung, in der Hoffnung, später Vollständigeres liefern zu können, und sodann, um die Aufmerksamkeit der Forscher auf diesen neuen Gegenstand zu lenken. Ich glaubte damals, gerade Ophideres verwandte Schmetterlinge zu bedürfen, wollte ich anders zu einer Lösung der mir gestellten Frage kommen. Diese Ansicht hat sich als nicht ganz correct erwiesen. Indem ich nämlich die Rüssel einer grösseren Anzahl einheimischer Schmetterlinge aus den verschiedensten Familien, wie sie mir gerade vorkamen, einer genaueren Untersuchung unterzog, kam ich zu einer mich völlig befriedigenden Lösung meiner Frage. In meiner ersten Arbeit im „Archiv für mikroskopische Anatomie“ hatte ich am Schluss vier Fragen aufgestellt, deren Beantwortung nach meiner Meinung die nächste Aufgabe der Forschung in diesem Gebiete sein müsse. Die wichtigste dieser Forderungen war die zweite: „Wie und woraus sind diese Gebilde entstanden, sind es vielleicht modificirte Haargebilde, welche später als Anpassung an den Blumenbesuch oder überhaupt an Pflanzennahrung sich zu den jetzigen Gestaltungen entwickelt haben?“ Ich beantworte diese Frage jetzt in folgender Weise: die bei Ophideres fullonica zo exquisit entwickelten, starken, wie Widerhaken gestellten Zähne an der Spitze des Rüssels sind das letzte Glied einer langen Entwicklungsreihe, welche von ganz einfach gebauten und unbedeutenden Haaren auf dem Rüssel der Lepidopteren ausgeht, und welche zu einer Anzahl hübscher Anpassungen der Schmetterlinge an die Gewinnung von Pflanzennahrung geführt hat. Wie die Extreme bei Ophideres aus einfachsten Haaranlagen entstanden sind, das werden wir aus der Beschreibung einer Anzahl von Zwischenformen mit Leichtigkeit erkennen können.

Ehe ich nun dazu übergehe, den Lesern eine Anzahl solcher Formen vorzuführen, muss ich auf einen in meiner ersten, oben citirten Arbeit enthaltenen, nicht unwesentlichen Fehler aufmerksam machen und diesen berichtigen. Ich neigte damals zu der Vermuthung, dass bei Vanessa Jo und Catocala z. B. (von welchen beiden Schmetterlingen die Cylindergebilde auf dem Rüssel beschrieben und abgebildet wurden) die in Frage stehenden Gebilde Hohlcylinder darstellten, durch welche sich ein frei im Innern stehender Stab, der sogenannte Mittelstab, hindurchziehe; letzterer sollte dann mit seiner Spitze den oberen, meist mit Zähnen bewaffneten Rand des Cylinders überragen. Wenn ich bei Vanessa Jo den Mittelstab nicht sehen konnte, so schrieb ich diesen Umstand der Undurchsichtigkeit der Cylinderwandung zu. Von Catocala gab ich eine Abbildung, in der der Mittelstab deutlich sichtbar ist. Diese Zeichnung, an sich schon schematisch, ist falsch. Der Fehler ist ein einfacher Beobachtungsfehler, der die ganze Untersuchung auch nicht im Mindesten stört. Ich hatte zu meinen ersten Untersuchungen nur Catocala-Arten zur Verfügung, welche mindestens schon acht Jahre in der Sammlung gesteckt hatten; in Folge dessen war Alles vollständig zusammengeschrumpft.

Die Methode meiner Untersuchung war äusserst einfach: Ich liess auf den eingetrockneten Schmetterling andauernd einen feinen Strom Wasserdampf einwirken, um den Körper des Insects aufzuweichen und biegsam zu machen. Hatte der Wasserdampf die gewünschte Wirkung hervorgebracht, d. h. konnte ich den Rüssel des Schmetterlings, der meistens ineinandergerollt war, ohne Mühe auseinanderlegen, so schnitt ich denselben ab und brachte ihn in Canadabalsam oder in Sandarakharz; damit war das Präparat fertig. Bei Catocala sah ich nun bei gewisser Einstellung des Mikroskopes auf ein Cylindergebilde zwei seitliche dunkle Streifen und in sehr vielen Fällen noch einen zwischen diesen sich hinziehenden mittleren. Die ersteren deutete ich als optischen Durchschnitt der Cylinderwand; letzteren hielt ich für den Mittelstab. Ausserdem waren am oberen Rande des Gebildes mehrere Zähne zu sehen und über diese hinausragend eine kleine Spitze, die ich als dem Mittelstab angehörig betrachtete. Da bei so kleinen Objecten, wie ich sie vor mir hatte, bei der geringsten Verstellung des Tubus das Bild sich änderte, so glaubte ich aus den angegebenen Beobachtungen mir eine Zeichnung zusammensetzen zu dürfen,

und ich entwarf daher die Figur 2 auf der meiner ersten Arbeit beigegebenen Tafel.

Nach Untersuchung frischer, in absolutem Alkohol aufbewahrter, dann in Glycerin eingebetteter Objecte hat sich die Sache ganz anders herausgestellt. Ich will das Wesentliche zur Berichtigung hier kurz andeuten und dann nachher erst eine genaue Beschreibung folgen lassen. Ein Mittelstab in dem von mir zuerst gefassten Sinne ist nicht vorhanden; d. h. also ein Stab, welcher frei in einem Hohlcylinder steht und der mit seiner Spitze über den Rand des letzteren hervorragt; sodann sind auch die Cylindergebilde keine wirklichen Hohlcylinder. Das ganze Verhältniss ist vielmehr so aufzufassen: Wenn wir von Vanessa Jo als Beispiel eines einfachsten Falles ausgehen, so haben wir vor uns einen massiven Cylinder. Derselbe besteht aus einem äusseren, dunkler gefärbten, chitinösen, am oberen Rande mit acht bis zehn Zähnen bewaffneten Mantel und aus einer innern, helleren Masse, welche am oberen Ende in eine den gezähnten Rand des Cylindermantels überragende Spitze ausläuft. Im Wesentlichen ist also derselbe Bau vorhanden wie der in Fig. 3 und 5 der Tafel meiner früheren Arbeit; nur mit dem Unterschiede, dass dort die Mittelmasse bedeutend reducirt, dahingegen die chitinöse Cylinderwand mächtiger entwickelt ist. Dies musste zur Berichtigung vorausgeschickt werden. Mit dem jetzt erhaltenen festen Ergebniss erneuter, sorgfältiger Untersuchung fällt selbstverständlich die vierte der in meiner oben citirten Arbeit gestellten Fragen ohne Weiteres weg.

Nach diesen Vorbemerkungen wende ich mich nunmehr dazu, eine Reihe von Zwischenformen zu besprechen, welche von den einfachen Haargebilden auf dem Rüssel der Lepidopteren zu den so exquisit entwickelten Widerhaken bei Ophideres in ganz allmählicher Stufenfolge hinüberleiten. Ganz besonderes Interesse werden natürlich diejenigen Formen beanspruchen, welche dem Anfang der ganzen Entwicklung noch am nächsten stehen, die sich noch am wenigsten von der Form der Haare entfernt haben und in denen man kaum erst eine Spur ihrer demnächstigen Funktion erblicken kann; ja ohne Kenntniss der ausgebildeteren Formen würde man diese Erscheinungen schwerlich zu deuten im Stande sein. Wer an eine allmähliche, stufenweise fortschreitende Entwicklung in der Organismenwelt glaubt, und wer sich daran gewöhnt hat, die geringsten Abänderungen eines Organes nicht unbeachtet

zu lassen, sondern vielmehr in denselben das erste Glied einer neuen Kette von Entwicklungsformen zu erblicken, der wird nach sorgfältiger Betrachtung und Vergleichung nachfolgender Thatsachen kaum an der Richtigkeit der Deutung der betreffenden Gebilde als modificirter Haare zweifeln. Ich muss unbedingt um eine eingehendere Vergleichung bitten; denn einmal kann ich doch nur eine beschränkte Anzahl von Formen erläutern und abbilden, weil die Beschreibung kaum merklicher Variationen äusserst monoton und geradezu geisttödtend sein würde. Sodann habe ich aus leicht ersichtlichen Gründen auch nur eine relativ sehr geringe Anzahl von Schmetterlingen untersuchen können.

Da ich die in Frage stehenden Gebilde an dem Rüssel zahlreicher Lepidopteren von einfachen Haaren ableite, so erscheint es mir nicht überflüssig, mit wenigen Worten den Typus dieser Haare zu schildern. Ich gehe dabei natürlich von denen aus, welche auf dem Rüssel von Schmetterlingen selbst sich vorfinden. Betrachten wir uns ein solches Haar genauer, so können wir an demselben zwei Haupttheile unterscheiden (Fig. 1), das eigentliche Haar, den Haarschaft (hs) und eine cylinderförmige Verdickung an der Basis des Haares, letztere fest umschliessend; diesen Verdickungsring wollen wir kurz als Cylinder (cy) bezeichnen. Der Cylinder besteht aus einer festen, ziemlich dunklen Chitinmasse und liegt entweder theilweise in der Grundmasse des Rüssels eingebettet oder steht frei auf der Oberfläche desselben (Fig. 1b). An dem eigentlichen Haar lassen sich wieder zwei Theile erkennen, der eine, basale Theil, ist in dem Cylinder gelegen und füllt denselben vollständig aus bis zu seinem oberen Rande; der zweite Theil ist viel dünner und erhebt sich in Gestalt einer bald längeren, bald kürzeren Spitze aus der Mitte des vom Cylinder umschlossenen Basaltheiles (Fig. 1a). Kurz gesagt besteht also ein solches Haar auf dem Rüssel der Lepidopteren aus einem chitinösen Cylinder und einer von diesem umschlossenen Mittelmasse, welche über den oberen Rand des Cylinders hinaus sich in eine Spitze fortsetzt.

Die Grösse der Haare ist bei den verschiedenen Schmetterlingen eine sehr verschiedene, sowohl was die Länge der Spitze anbetrifft, als auch in Bezug auf den Durchmesser und die Höhe des Cylinders. Selbst an einem Rüssel schwanken die Maasse oft ungemein; eben dasselbe ist auch bei den complicirteren Cylinder-

gebilden der Fall, zu deren näherer Betrachtung wir gleich übergehen wollen. In Anbetracht des erwähnten Verhältnisses will ich gleich vorausschicken, dass also die Maasse, welche ich im Verlaufe der Arbeit geben werde, nur Durchschnittsmaasse sind. Ich habe eins der Gebilde, welches mir etwa in der Mitte zu stehen schien, gemessen; an demselben Rüssel giebt es immer noch grössere und kleinere.

Von dem soeben angegebenen höchst einfachen Typus der Haare können wir nun mit ziemlicher Leichtigkeit zu den complicirten Cylindergebilden gelangen, welche den Rüssel so vieler Schmetterlinge bewaffnen. Die Beschreibung einer beschränkten Anzahl characteristischer Uebergangsformen soll jetzt folgen.

Einen sehr engen, fast unmittelbaren Anschluss an die typischen Haare gestattet uns der Rüssel von Zygaena filipendula aus der Familie der Zygaenidae unter den Sphinges. Bei einer verhältnissmässig geringen Anzahl der Gebilde, namentlich an der Spitze des Rüssels, findet sich eine Eigenthümlichkeit, in der ich den ersten Anfang der neuen Entwicklung erblicke (Fig. 2ab). Auf dem oberen Rande der Cylinderwandung nämlich erheben sich vier, um 90° von einander abstehende kleine Höcker, welche immer von der Spitze des Haarschaftes um ein wenig überragt werden. Der ganze Cylinder ist schon etwas länger geworden als er bei den typischen Haaren ist; dagegen ist das Haar bedeutend verkürzt. Die Länge des ganzen Gebildes von der Basis bis zur Spitze des Haares beträgt 0,0150 mm., die Spitze des Haares überragt die Cylinderwand um 0,01 mm. Während sich, wie gesagt, diese ersten Stufen der Entwicklung nur an der Spitze des Rüssels finden, so sind weiter hinten noch die typischen Haare in schönster Form, und es ist hier wiederum eine Erscheinung zu verzeichnen, die nicht eine zufällige sein kann. Je mehr wir uns der Basis des Rüssels nähern, um so länger wird der Haarschaft, d. h. um so reiner finden wir die typischen Haare erhalten. Folgende Betrachtung scheint die Erklärung dieser beiden Erscheinungen zu enthalten. Diese modificirten Haare dienen dazu (wenn in vorliegendem Falle auch erst in äusserst geringer Ausdehnung) pflanzliches Gewebe aufzureissen, damit der Schmetterling den auf diese Weise frei gewordenen Saft durch den Rüssel einsauge und zu seiner Nahrung verwende. Der Rüssel stellt eine Röhre dar, welche an der Spitze eine Oeffnung hat, durch welche der Saft

eintritt. Würden die zum Aufreissen des Gewebes dienenden Organe nun an der Basis des Rüssels sich befinden, so wäre die Spitze ja gar nicht mit der Stelle, an der der Saft austritt, in Berührung und das Saugen des Saftes wäre, wenn auch gerade nicht unmöglich, so doch sehr schwierig und zeitraubend, indem die Spitze mit der Oeffnung erst an die betreffende Stelle herangebracht werden müsste. Ist dagegen, wie es in Wirklichkeit ja auch der Fall ist, die Rüsselspitze mit den Organen zum Aufreissen der Gewebe bewaffnet, so gewinnt der Schmetterling dadurch ganz andere Vortheile. Sobald eine oder mehrere Zellen aufgerissen sind, kann er unmittelbar den in denselben enthaltenen Saft saugen, da ja die Oeffnung des Rüssels sich mitten in der Flüssigkeit befindet. Der Schmetterling kann also Zellen aufreissen und saugen zu gleicher Zeit. Je weiter die betreffenden Organe sich von der Rüsselspitze entfernen, desto weniger vollkommen erfüllen sie die ihnen zugefallene Funktion, und so finde ich es ganz natürlich, dass nach der Rüsselbasis zu ein allmählicher Uebergang in die Grundform der typischen Haare stattfindet.

Fast ganz denselben Bau wie bei Zygaena filipendula zeigen die Cylindergebilde auf dem Rüssel unserer einheimischen Pieris aus der Familie der Pieridae unter den Papilionidae. Wir entfernen uns mit denselben nur ein sehr geringes Stück von den soeben beschriebenen, und zwar durch folgende Eigenthümlichkeiten. Den oberen Rand der Cylinderwandung zieren fünf Spitzen. Auf dem Cylinder selbst bemerken wir fünf durch dunklere Färbung scharf hervortretende Streifen, parallel der Längsaxe des Cylinders, deren Fortsetzung die fünf Spitzen sind (Fig. 3). Diese fünf Stellen des Cylinders scheinen demnach stärker verdickt und in Folge dessen fester zu sein als der übrige Theil. Der Vortheil, den diese neue Eigenthümlichkeit bringen kann, liegt auf der Hand; das ganze Gebilde ist fester und resistenter geworden. Die Länge des Ganzen von der Basis bis zur Spitze des Haares ist 0,01 mm., die Spitze selbst ist 0,005 mm. lang.

Die Cylindergebilde auf dem Rüssel von Lycaena Adonis aus der Familie der Lycaenidae unter den Papilionidae sind genau so gebaut wie die von Pieris, nur sind sie etwas grösser als diese (Fig. 4). Von der Basis bis zur Spitze 0,0125 mm., die Spitze selbst den oberen Cylinderrand um 0,0025 mm. überragend. Ich will hier einschalten, dass bei Angabe des letzteren Maasses immer

von dem ursprünglichen oberen Cylinderrand der typischen Haare aus gerechnet wird, also nicht etwa von der Spitze der diesem Rande aufsitzenden Erhöhungen.

In Fig. 5 sind zwei Cylindergebilde dargestellt von Epinephele Janira aus der Familie der Satyridae, die ebenfalls zu den Papilionidae zählt. Das Unterscheidende dieser Form von Lycaena oder Pieris ist ausser der bedeutenderen Grösse Folgendes: Die Erhöhungen auf der Cylinderwand sind sehr spitz geworden, so dass man sie besser als Zähne bezeichnet. Die Mittelmasse ist etwas über den Rand des Cylinders hinweggewachsen, so dass die Spitze mit ihrer Basis etwa auf gleicher Höhe steht mit den Enden der Zähne. Die Länge des ganzen Gebildes ist 0,0325 mm. Die Spitze ist von der Basis bis zum Ende, also hier nicht von der Cylinderwand ab gerechnet, 0,005 mm. lang.

In den bisher betrachteten Formen ist meiner Ansicht nach recht wohl eine fortlaufende Entwicklungsreihe zu erkennen, die von den typischen Haaren ihren Anfang nimmt. Jeder, der Lust und Zeit dazu hat, kann in diese Kette noch Hunderte von Gliedern einreihen; er braucht ja nur eine grössere Anzahl von Arten aus den angegebenen Familien zu untersuchen. Ich halte es für unnöthig, hier noch mehr Abbildungen und Beschreibungen zu geben. Wir wenden uns daher jetzt zu einigen andern Formen, welche ziemlich isolirt dastehen, und die ich so recht noch nicht unterzubringen weiss, wenn schon sie alle den typischen Bau aufweisen, also gegen meine Auffassung nicht sprechen. Da haben wir zuerst Argynnis aus der zu den Papilionidae gehörenden Familie der Nymphalidae. Fig. 6 a, b sind einer unserer gewöhnlichen Argynnis entnommen, entweder A. Adippe oder Aglaja. An der Spitze des Rüssels sind ziemlich zahlreiche Cylindergebilde, welche durch folgende Eigenthümlichkeiten von den bisher betrachteten abweichen. Der obere Rand des Cylinders ist nicht mit Zähnen bewaffnet; der Cylinder selbst ist vollkommen glatt und zeigt nicht die lokalen Verdickungen in der Richtung seiner Längsaxe. Die Mittelmasse mit aufsitzender Spitze überragt den oberen Rand des Cylinders um ein Stück. Auf die wahrscheinlichen Gründe für die Entstehung dieser neuen Form werde ich weiter unten zu sprechen kommen. Diese Cylindergebilde zeigen folgende Längenverhältnisse: Von der Basis bis zur Spitze 0,04 mm.; vom oberen Cylinderrande bis zu. Spitze 0,005 mm.

Ausser diesen grösseren Formen trifft man weiter der Basis zu noch kleinere, welche in ihrem Bau so einfach sind, dass man sie geradezu noch als Haare bezeichnen könnte, wenn der Haarschaft länger wäre und der Cylinder kleiner (Fig. 6 a). Wir haben hier eben Anfänge der Bildung vor uns, welche nicht zur Vollendung haben kommen können, da sie wegen ihrer ungünstigen Lage nicht voll und ganz funktionirten und in Folge dessen auch keine Gelegenheit zur Weiterentwicklung hatten; sie können also in gewisser Weise als rudimentäre Organe bezeichnet werden. Sie sind 0,01 mm. lang.

Noch merkwürdiger und in ihren Einzelheiten bis jetzt nicht zu erklären sind die Cylindergebilde von Arge Galathea aus der Familie der Satyridae, gleichfalls zu den Papilionidae gehörig. Der allgemeine Typus wird wie bei allen vorigen Formen repräsentirt durch den Cylinder und eine in diesem befindliche, oben in eine Spitze auslaufende Mittelmasse. Wie bei Epinephele Janira oder andern ist der obere Rand des Cylinders mit Zähnen bewaffnet, in diesem Falle sechs an der Zahl (Fig. 7). Das Eigenthümliche und von allen mir bekannten Formen Abweichende ist nun aber Folgendes. Bei den Cylindergebilden von Arge Galathea ist nicht nur der obere Rand des Cylinders mit Zähnen versehen, sondern es finden sich noch drei andere Kreise vor, welche untereinander, parallel dem oberen Rande, sich hinziehen; so dass also vier untereinander liegende Kreise, von denen jeder aus sechs Zähnen besteht, das Cylindergebilde von Arge Galathea bewaffnen. Die Spitzen der Zähne sind sämmtlich nach der Spitze des ganzen Gebildes gerichtet. Die Zähne selbst sind so angeordnet, dass allemal die den verschiedenen Kreisen angehörenden genau untereinander liegen, nicht aber mit einander abwechseln. Nimmt man einen Zahn des Randkreises als den ersten an, so liegt gerade unter diesem, also in der Richtung der Längsaxe des Cylinders, ein Zahn des zweiten, dritten und vierten Kreises. Unter einem nächsten Zahn des Randkreises liegen wiederum ein Zahn des zweiten, dritten und vierten Ringes u. s. w. In dieser Anordnung herrscht ziemlich vollkommene Genauigkeit, wohingegen man manchmal beobachten kann, dass die einem Kreise angehörenden Zähne nicht genau gleich hoch stehen. In einigen Fällen haben sie verschiedene Länge, so dass die einen die andern überragen; in andern Fällen wieder liegen die Basalpunkte der Zähne nicht

immer in derselben Ebene, so dass auch dadurch eine Ungleichmässigkeit in der Stellung hervorgerufen wird. Die Länge des Ganzen beträgt 0,04 mm., die Länge dor Spitze 0,005 mm.

Ich verlasse hiermit diese bis jetzt noch ganz isolirt dastehende Form und wende mich zur näheren Betrachtung der Cylindergebilde am Rüssel von Catocala Hymenaea (Fig. 8). Dieser Schmetterling gehört zur Familie der Ophiusidae unter den Noctua. In meiner ersten Arbeit ist, wie bemerkt, die Zeichnung theils durch eigene Schuld, theils aber auch in Folge des schlechten Untersuchungsmaterials falsch geworden. Nach neuen Präparaten habe ich die Beobachtung vervollständigt und berichtigt, und wir werden sehen, wie schön der Bau auch dieser Cylindergebilde dem allgemeinen Typus sich anschliesst. Die in eine Spitze auslaufende Mittelmasse wird wieder von einem Chitinmantel, dem Cylinder, umkleidet. Die Bewaffnung dieses Cylinders ist nun eine höchst sonderbare und von allen bisherigen Arten abweichende. In den vorigen Fällen hatten wir nur dem oberen Rande des Cylinders aufsitzende Zähne, und in einem Falle, bei Arge Galathea, vier untereinander liegende Kreise solcher Zähne. Hier, bei Catocala Hymenaea, und auch bei vielen andern von mir untersuchten Noctua, haben wir nicht dem oberen Rande oder einer andern Stelle des Cylinders aufsitzende Zähne, vielmehr ganze radial von der Cylinderwand abstehende Platten, sechs an der Zahl. Wir werden den sonderbaren Bau dieser Formen leichter verstehen, wenn wir von Arge Galathea ausgehen. Nur muss man sich hüten, ohne Weiteres an Homologie zu denken; vor der Hand wenigstens will ich nur einen Vergleich machen, um in das Verständniss eines so eigenthümlichen Gebildes leichter einzuführen. Von Arge Galathea ausgehend, von dieser Form mit den vier untereinander gelegenen Kreisen von Zähnen, gelangen wir in einfachster Weise zu Catocala Hymenaea, wenn wir uns die in der Längsaxe des Cylinders untereinander liegenden Zähne der vier Kreise so viel gewachsen denken, dass sie mit einander verschmolzen sind.

Wenn wir die Spitzen von vier untereinander liegenden Zähnen miteinander verbinden, so erhalten wir eine gebrochene Linie; die einzelnen Stücke dieser Linie liegen in einer Ebene, weil die Zähne genau hintereinander liegen. Verbinden wir andererseits die Basalpunkte derselben Zähne mit einander, so

erhalten wir eine auf dem Cylindermantel sich hinziehende, der Längsaxe des Cylinders parallele Linie, welche mit der oben gezogenen gebrochenen Linie in eine Ebene fällt. Diese Ebene nun ist die Platte, welcher wir bei Catocala Hymenaea und andern Noctuaden begegnen.

Ob diese Platten wirklich durch Verwachsung oder Verschmelzung hintereinander gelegener Zähne phylogenetisch entstanden sind, oder anders, das ist natürlich eine weitere Frage. Ich möchte die Entstehung dieser Form phylogenetisch anders annehmen, zumal wenn ich finde, dass in ein und derselben Schmetterlingsfamilie ganz abweichende Formen vorhanden sind. Allerdings darf man dabei nicht vergessen, dass die wahren Verwandtschaftsverhältnisse unter den Lepidopteren noch völlig dunkel sind. Bevor nicht umfassende entwicklungsgeschichtliche und vergleichend anatomische Untersuchungen an Schmetterlingen gemacht worden sind, welche zur Aufstellung eines Stammbaumes sich verwerthen lassen, so lange halte ich die ganze Systematik der Schmetterlinge noch für so künstlich, dass ich sie nur sehr wenig für der Wahrheit nahekommend ansehe. Das Ganze entbehrt entschieden in hohem Grade der phylogenetischen Wahrscheinlichkeit. Wenn wir daher bei Schmetterlingen, welche derselben Familie, oder doch sehr nahe stehenden angehören (obgleich dies in vorliegendem Falle ja nicht stattfindet), ganz ähnlich gebaute Cylindergebilde antreffen, so ist noch lange nicht gesagt, dass Homologie vorliegt; denn wer bürgt uns dafür, dass die beiden Thiere wirklich in so naher Blutsverwandtschaft zu einander stehen, wie sie durch das augenblicklich bestehende künstliche System angedeutet zu werden scheint! Und aus diesem Grund sehe ich die leichte und höchst einfache Art, wie man die Cylindergebilde von Catocala Hymenaea von denen von Arge Galathea abzuleiten im Stande ist, nicht als durch Homologie begründet an; es wird vielmehr eine Analogie vorliegen, die auf eine ähnliche Anpassung zurückgeführt werden kann. Diese Ansicht gewinnt an Wahrscheinlichkeit wenn wir folgende Momente in Erwägung ziehen: Die in Frage stehenden Cylindergebilde finden sich immer an demselben Organ, an dem sogenannten Saugrüssel, und hier nehmen sie in allen Fällen dieselbe Stelle ein, nämlich die Spitze. Der Rüssel dient bei allen Schmetterlingen demselben Zwecke, der Gewinnung von Nahrung in Form von Blüthensäften. Nehmen wir dann endlich noch hinzu,

dass die sämmtlichen Cylindergebilde nach demselben Typus gebaut sind, indem wir sie alle ohne irgend welche Schwierigkeit auf den Bau der Haare auf dem Schmetterlingsrüssel zurückführen können, so scheint mir die Annahme keineswegs sehr gesucht und unwahrscheinlich, dass bei dieser Uebereinstimmung im Grossen und Ganzen auch im Einzelnen gleiche Bildungserscheinungen an verschiedenen Stellen des grossen Lepidopteren-Stammes zu Tage treten konnten. Umfangreichere Untersuchungen als sie bisher von mir angestellt werden konnten (und auch an andern Organen) müssen zeigen, wie weit meine Vermuthungen gerechtfertigt sind; jedenfalls getraue ich mir beim jetzigen Stand der Sache nicht, ein endgültiges Urtheil zu fällen darüber ob wir in den vorliegenden Erscheinungen wirkliche Homologie oder nur Analogie vor uns haben. Einige Gedanken hierüber werde ich sogleich mittheilen.

Ich erwähne hier noch die Cylindergebilde von Vanessa Jo. (Fig. 9). Der Schmetterling gehört zur Familie der Nymphaliden, also auch unter die Papilionidae. Die in meiner Arbeit im „Archiv für mikroskopische Anatomie" gegebene Abbildung ist ziemlich richtig. Die falsche Auffassung in meiner früheren Arbeit habe ich schon weiter oben berichtigt, so dass ich hier auf eine nochmalige Beschreibung Verzicht leisten kann. Jedoch will ich die Maasse geben. Von der Basis bis zur Spitze 0,05 mm., die Spitze selbst 0,075 mm. Die Zähne sind 0,005 mm. lang.

Bei den bisher betrachteten Cylindergebilden, welche sämmtlich einheimischen Schmetterlingen entnommen waren, fanden wir mit einer Ausnahme (Argynnis) den oberen Rand des Cylinders mit Zähnen bewaffnet. Wenn auch bei Catocala gerade keine Zähne vorhanden sind, so machen doch diese Schmetterlinge insofern keine wichtige Ausnahme, als die Platten oben ziemlich spitz sind und auch wohl ganz sicher wie die Zähne wirken. Bei den von mir untersuchten ausländischen Schmetterlingen, afrikanischen und australischen, fehlen diese Zähne. Beim Nachdenken über diesen Punkt drängt sich mir ganz unwillkürlich die Vermuthung auf, als hätten wir es hier mit zwei verschiedenen, vollkommen unabhängig von einander ins Leben getretenen Entwicklungsreihen zu thun. Dass aus derselben Grundlage (die also hier durch die typischen Haare repräsentirt sein würde) an verschiedenen Orten im Stammbaum ganz ähnliche Bildungen entstehen können, wenn sie sich als gleiche Anpassungen entwickeln, ist ja eine so allge-

mein bekannte Thatsache, dass ich kaum noch nöthig habe darauf hinzuweisen, dass von diesem Gesichtspunkte aus meine obige Annahme keine Schwierigkeiten darbietet. Hätten wir nur eine einzige Entwicklungsreihe vor uns, so ist absolut nicht einzusehen, weshalb bei afrikanischen und australischen Schmetterlingen die Zähne auf dem oberen Rande des Cylinders fehlen, während sie bei den einheimischen zu so exquisiter Entwickelung gelangt sind wie z. B. bei Arge Galathea, zumal doch die Organe dieselbe Funktion zu verrichten haben. Wenn wir bei Argynnis unter den einheimischen Lepidopteren die Zähne nicht vorfinden, so ist diese Ercheinung wohl einer Bildung secundärer Natur zuzuschreiben. Es scheint hier die Mittelmasse die Funktion des ganzen Gebildes allein übernommen zu haben, insofern nämlich, als sich der Cylinder wenigstens activ an dem Aufreissen pflanzlichen Gewebes nicht mehr betheiligt; denn wir sehen, dass die Mittelmasse den oberen zahnlosen Rand des Cylinders um ein Stück überwachsen hat und dass es nicht allein die Spitze der Mittelmasse ist, welche den Rand überragt. In diesem Falle, wo also die Funktion allein auf die Mittelmasse übergeht, sind ersichtlicher Weise die Zähne ganz nutzlos, und der Cylinder selbst betheiligt sich insofern vielleicht noch passiv, als er eine schützende Hülle, gleichsam ein starres Skelet, für die Mittelmasse abgiebt.

Noch ein anderer Umstand lässt mir die Vermuthung, als lägen hier zwei unabhängig von einander entstandene Bildungsrichtungen vor, als die annehmbarere erscheinen. Hätten wir es mit nur einer Entwickelung zu thun, so müsste dieselbe zu einer gewissen Zeit ins Dasein getreten sein, und zwar schon bei den Stammeltern der Lepidopteren, da sich die Bildungen wenigstens in allen Hauptgruppen dieses grossen Insectenstammes vorfinden. Dazu kommt ferner noch Folgendes. Die Gattung Ophideres gehört zur Familie der Ophiusidae; ebendahin gehört auch die Gattung Catocala; und wie himmelweit sind nicht ihre Rüssel verschieden von einander! Gehörten die sämmtlichen Formen wirklich nur einer Entwicklungsreihe an, so würde sich doch entschieden die Vererbung in irgend einer Weise geltend gemacht haben; es hätten in ein und derselben Familie nimmermehr so total verschiedene Bildungen hervorgebracht werden können, welche doch alle, wie ich schon hervorhob, dieselbe Funktion haben. Dass sie alle nach demselben Typus gebaut sind, ist nicht Folge der Vererbung, son-

dern einfach davon, dass sie aus denselben Grundelementen, aus den Haaren auf dem Rüssel sich herausentwickelt haben. Die ganze Erscheinung gewinnt dadurch an Interesse. Wir sehen hier ganz deutlich den Satz bewahrheitet, dass ähnliche Ursachen auch ähnliche Wirkungen hervorbringen. Auf diesen jedenfalls richtigen Satz scheint mir überhaupt in der Naturwissenschaft viel zu wenig Gewicht gelegt zu werden. Wir sehen sehr Vieles ohne grosse Bedenken als Homologie an, als durch Vererbung von gemeinsamer Stammform überkommen, was sich bei näherer, objectiver Untersuchung doch vielleicht nur als Analogie erweisen könnte. Entschieden wird, und ich glaube sehr häufig bei den Botanikern, mit den Vorstellungen Homologie und Analogie ganz unverantwortlich leicht umgegangen. Diese Unvorsichtigkeit ist nur zu leicht erklärlich: Das ganze Streben der neueren Forschung geht darauf hinaus, die Verwandtschaftsverhältnisse unter den Organismen klar zu legen, d. h. ihre wahrscheinliche Entwicklung durch- und auseinander aufzusuchen und festzustellen. Dass dabei Uebereinstimmungen im Bau sehr vorzügliche Fingerzeige sind, ist selbstverständlich. In diesem Verfahren, aus Aehnlichkeiten in der Organisation auf Blutsverwandtschaft zu schliessen, wird meiner Meinung nach insofern oft zu weit gegangen, als man ganz unbedeutende Aehnlichkeiten gebraucht und aus diesen die Abstammungslinien zu construiren sucht. Nein, es liegen vielmehr in zahlreichen Fällen, wo man einfach Homologien vor sich zu haben glaubt, Analogien vor, deren Grund wir wohl meistens in der durch ähnliche Funktion des betreffenden Organes herbeigeführten ähnlichen Anpassung zu suchen haben werden.

So mit vorliegendem Falle. Sehen wir uns die Verhältnisse daher etwas genauer an. In keiner so ungemein umfangreichen Klasse von Thieren herrscht wohl eine so grosse Gleichmässigkeit in der gesammten Lebensweise, wie in der der Lepidopteren. Natürlich sind hier die ausgebildeten Schmetterlinge gemeint, während die Larvenzustände (Ei, Raupe, Puppe) ganz ausser Betracht kommen. Wir haben hier dieselbe Grundlage, aus der die in Rede stehenden Bildungen hervorgehen, nämlich die Haare auf dem Rüssel; wir haben dieselbe Bildungsursache, das Aufreissen pflanzlichen Gewebes zur Erlangung der in demselben enthaltenen, den Thieren selbst zur Nahrung dienenden Säfte. Die Bildungsursache fällt hier mit der Funktion zusammen; denn in dem Auf-

reissen der Gewebe ist doch die Ursache zur Entwickelung der diesem Zwecke dienenden Organe zu suchen. Aus diesen beiden Bedingungen, aus der gleichen Grundlage und der gleichen Funktion, werden nun im Grossen und Ganzen dieselben Bildungen in den allerverschiedensten Schmetterlingsfamilien und weit von einander gelegenen Verbreitungsbezirken der Thiere hervorgebracht. Dass im Einzelnen Verschiedenheiten sich vorfinden, liegt natürlich in der Verschiedenheit der äusseren Verhältnisse begründet, unter denen die Entwickelung zu Stande kommt. Die einen Schmetterlinge haben es mit sehr zarten und dabei äusserst saftreichen Geweben zu thun, weshalb die Cylindergebilde klein und ziemlich unvollkommen bleiben konnten; die andern bohren harte, dicke Gewebe an, die eben auf Grund der stark verdickten Zellen obendrein nicht sehr viel Saft enthalten; die Cylindergebilde werden daher, wenn die Thiere diese Gewebe mit Erfolg benutzen wollen, sich stärker und kräftiger entwickeln; u. s. f.

Es mag hier der Ort sein, einige Worte über die Entstehung der Cylindergebilde überhaupt zu sagen. Bekanntlich besteht der aus zwei Hälften zusammengesetzte Saugrüssel der Schmetterlinge aus den umgeformten Unterkiefern, die wir bei den andern Insecten, und auch noch auf einem Jugendstadium des Schmetterlings (Raupe) finden. Wie diese Umbildung vor sich gegangen ist, das interessirt uns hier nicht; genug ist, wenn wir wissen, dass sie in Folge einer Anpassung an eine neue Lebens- resp. Ernährungsweise entstanden ist: Beschränkung der gesammten Nahrung auf Blüthenhonig. Die Haare waren auf dem Rüssel vorhanden; denn alle Theile des Insectenkörpers sind mit solchen besetzt. Der ganze Stamm der Schmetterlinge hatte sich also in einseitigster Weise dahin entwickelt, dass die Thiere in fertigem Zustande gänzlich auf Blumenhonig angewiesen waren. Letzterer wird gewöhnlich von einem saftigen, weichen Gewebe ausgeschieden und in unmittelbarer Nähe desselben aufgespeichert. Wenn nun die Schmetterlinge diesen Honig saugten, so konnte es sehr leicht vorkommen, namentlich da wo wenig freier Honig vorhanden war, dass mit den spitzen und ziemlich starren Haaren am Rüssel einzelne der saftführenden Zellen angestochen wurden; und der in ihnen enthaltene Saft wurde in Folge dessen in Freiheit gesetzt. Damit vergrösserte sich die Honigmasse und der Schmetterling gelangte schneller zu dem zu seiner Nahrung nothwendigen Quantum

Honig. Es konnten sich also diese Haare als zur leichteren und schnelleren Gewinnung von Nahrung in vortheilhafter Weise verwendbar erweisen. Nun habe ich aber schon weiter oben darauf hingewiesen, dass an einem Rüssel die Haare sehr verschiedene Grösse und Stärke haben (Fig. 1). Diese Grössenunterschiede sind jedenfalls individuelle Variationen, wie wir sie in der Natur ja auf Schritt und Tritt in Masse antreffen. Falls nun die Nützlichkeit der Haare für den Schmetterling endgültig sich gezeigt hatte, wurden sie sich auch demgemäss weiter entwickeln.

Bei dieser Entwickelung sind namentlich zwei Punkte zu beachten, das Kleinerwerden des eigentlichen Haares, also des über den Cylinder hervorragenden Theiles, und das Grösserwerden des Chitincylinders. Beides musste die im Entstehen begriffene neue Entwicklungsrichtung mächtig unterstützen; wir wollen sehen wie. Denken wir uns den Rüssel mit verhältnissmässig langen, schlanken Haaren ausgerüstet. Wenn in diesem Falle der Rüssel mit weichem, honigführendem Gewebe in nahe Berührung kam, und wenn die Spitzen der Haare auch wirklich in einzelne Zellen eindrangen, so war der Erfolg doch kein sehr bedeutender, und es kann fraglich erscheinen, ob überhaupt Saft in solcher Quantität hervorquoll, dass ein Vortheil für das Thier zu bemerken war. Nein, im Gegentheil würde viel eher das Haar in der Zelle bleiben, während der Schmetterling saugte; es würde eben wegen seiner Länge bei weiterem Vordringen des Rüssels immer tiefer in das Gewebe hineingeschoben, führte aber kaum bedeutende Verletzungen des Gewebes herbei. Zog dann das Insect seinen Rüssel aus der Blüthe, und damit die langen Haare aus den Zellen, so trat nun allerdings wohl etwas Saft hervor; allein da das Thier von demselben keinen Nutzen mehr hatte, so war auch in den langen Haaren kein wirksamer Anstoss zu einer neuen Entwickelung gegeben. Nehmen wir nun den entgegengesetzten Fall, kurzes, gedrungenes Haar und einen etwas über die Rüsseloberfläche hinwegragenden Cylinder. Der Rüssel soll wieder auf saftiges Gewebe treffen; was wird geschehen? Während der Schmetterling sein Saugorgan tiefer in das Nectarium schiebt, wird die kurze Haarspitze sehr bald bis zur Basis in eine Zelle hineingerückt sein, und der obere Rand des chitinösen Cylinders kommt mit der Zelle in Contact. Bei weiterem Vordringen des Rüssels kann dann sehr leicht durch die breitere und festere

Masse des Cylinders die ganze Wand der Zelle, ja unter Umständen können die Wandungen mehrerer Zellen zugleich eingerissen werden. Der Vortheil ist in die Augen springend. Der ganze Inhalt der Zellen wird frei und vermehrt die schon vorhandene Masse des abgesonderten Honigs, und der Schmetterling kann mehr Nahrung, und diese obendrein auf leichtere Weise erlangen. Das ganze Problem der Entwickelung spitzt sich demgemäss in folgender Weise zu. Die langen dünnen Haare konnten zum Zweck des Aufreissens pflanzlicher Gewebe nicht in so wirksamer Weise funktioniren, als dass sie eine neue Entwickelung hätten anbahnen können; ja unter Umständen wurden sie sogar hinderlich. Dahingegen waren die kleinen, gedrungenen Variationen viel besser zu dem gedachten Zweck geeignet; sie hatten also grosse Aussicht erhalten zu bleiben und sich in entsprechender Weise weiter zu entwickeln. Auf der andern Seite wurden die Erfolge noch bedeutender nnd die Funktion der Haare gewann an Wirksamkeit, wenn die kleinen Variationen der Haare sich mit den grösseren Variationen der Cylinder combinirten.

Dass die Spitze des ursprünglichen Haares, der jetzigen Mittelmasse, den Cylinder überragt, bringt ebenfalls Vortheil; es wird durch diese Spitze der Thätigkeit des Cylinders vorgearbeitet. Denn es ist doch leichter, dass eine einzige Spitze in einen Gegenstand eindringe als eine breitere Fläche. Wenn ferner auf dem oberen Rande des Cylinders sich Zähne entwickelt haben, so müssen wir dies nach dem eben Gesagten als secundäre Bildung auffassen, deren allerdings bedeutender Vortheil klar auf der Hand liegt. Die Zähne machen das Zerreissen der Zellwand durch den Cylinder bedeutend leichter.

Welchen Vortheil brachte das Wachsen der Cylindergebilde in ihrer Gesammtheit mit sich? Der Cylinder an sich scheint mir, abgesehen von der Funktion der Zähne auf seinem oberen Rande, vornehmlich dazu vorhanden zu sein, dem Ganzen mehr Stärke und Widerstandsfähigkeit zu verleihen und das Aufreissen von Zellen in grösserer Anzahl herbeizuführen. Die Grösse der Cylindergebilde scheint man nach folgender Betrachtung zu verstehen. Wenn der Schmetterling eine freien Honig enthaltende Blume besucht, so wird in vielen Fällen (wenn nämlich die Cylindergebilde klein sind) keine Einwirkung auf das Gewebe erfolgen. Wenn aber die Cylindergebilde lang sind, so kann es kaum aus-

bleiben, dass einige Zellen angestochen und aufgerissen werden; dies hat zur Folge, dass das Nectarium mehr Honig darbietet und dem Schmetterling somit Gelegenheit giebt, sich reichlich und bequem Nahrung zu verschaffen. Dass in der That die Schmetterlinge, ausser dass sie den im Nectarium frei enthaltenen Honig saugen, noch saftiges Gewebe derselben Blume anstechen, das glaube ich aus einigen Beobachtungen schliessen zu können. Ich sah nämlich wie an verschiedenen Salix-Arten kleine Schmetterlinge (Bombyces und andere) in sehr eigenthümlicher Weise beschäftigt waren; sie fuhren mit ihrem Rüssel in der reichlich Honig führenden Blüthe andauernd und sehr schnell auf und nieder. Wenn die Thiere nur den freien Honig sich zu Nutze gemacht hätten, wozu dann die auf und niederstossenden Bewegungen mit dem Rüssel? Ich kann mir das nicht anders erklären als durch die Annahme, dass in der That honigreiches Gewebe angestochen wurde. Und bei näherer Untersuchung einiger dieser Thiere fand ich auch, dass die Spitze ihres Rüssels dicht mit langen und exquisit entwickelten Cylindergebilden besetzt war. Ich erinnere mich, dass sie in zwei Fällen denen bei Catocala Hymenaea gleich waren.

Ferner ist es namentlich durch die Beobachtungen von Dr. H. Müller-Lippstadt bekannt geworden, dass eine Anzahl von Blumen (Cytisus Laburnum, Erythraea Centaureum u. A.), welche keinen freien Honig absondern, doch andauernd von Schmetterlingen besucht werden. Da nun aber diese Thiere keinen Pollen verzehren und da weiterhin nicht anzunehmen ist, dass sie sich wiederholt und abermals wiederholt durch die bunte Farbe der Blume täuschen lassen, so bleibt nur die Annahme, dass sie den im Gewebe eingeschlossenen Saft durch Aufreissen der Zellen sich zugänglich machen. Und endlich sehen wir diese neue, secundäre Funktion des Rüssels bei Ophideres fullonica so mächtig und sonderbar entwickelt, dass sogar die dicke und feste Schale der Pfirsichen, Pflaumen, Orangen und anderer Früchte durchstochen wird, nur zur Erlangung der Fruchtsäfte. Wesshalb die Cylindergebilde sich ausschliesslich an der Spitze des Rüssels, nicht aber auf der ganzen Länge desselben finden, habe ich schon oben erörtert.

Ich glaube, dass die vorstehenden Zeilen das, was wir über Entstehung und Entwicklung der Cylindergebilde an den Schmetter-

lingsrüsseln vermuthen können, im Allgemeinen richtig getroffen haben. Um die vorliegende Arbeit abschliessen zu können, müsste ich noch diejenige Entwicklungsreihe verfolgen, welche uns zu Ophideres fullonica führt, die ich also als eine von der hier besprochenen unabhängig ins Dasein getretene aufzufassen geneigt bin. Indessen will ich diesen zweiten Theil meiner Arbeit auf später verschieben, da mir das vorliegende Material noch zu unbedeutend ist, als dass es einen positiven und befriedigenden Einblick in die Frage, ob eine oder zwei Entwicklungsreihen vorliegen, gestattete.

Dahingegen möchte ich mir erlauben, eine kurze ergänzende Bemerkung zu dem Aufsatz von Francis Darwin über den Rüssel von Ophideres fullonica zu machen. Darwin beschreibt eine Einrichtung, durch welche die beiden Hälften des Rüssels auf seiner ventralen Seite zusammengehalten werden. Es sind auf der einen Seite zwei wie die Schnabelhälften eines Raubvogels zu einander gestellte Zähne, zwischen welche von der andern Seite her ein dritter Zahn hineingreift. Nun fehlt aber eine nähere Angabe über den Verschluss auf der dorsalen Seite. In der Zeichnung liegen hier die Rüsselhälften einfach dicht aneinander. Darüber sieht man eine punktirte Linie, welche die Stellung der die Dorsalseite schmückenden feinen Haare oder Dornen bezeichnet, „welche vielleicht zu demselben Ergebniss beitragen können“, nämlich zum Verschluss der beiden Rüsselhälften. Zur vorläufigen Orientirung möge folgende Notiz dienen. Die Dorsalseite des Rüssels von Ophideres fullonica ist von der Spitze bis etwa zur Mitte des Rüssels mit einer Anzahl nebeneinander stehender Reihen von Haaren oder Dornen versehen, und diese Haare sind es, welche durch Ineinandergreifen die beiden Hälften verschliessen. In Fig. 10 habe ich eine halbschematische Zeichnung gegeben, welche diese Verhältnisse veranschaulicht. Die beiden Hälften sind, wahrscheinlich aber nur in Folge des Schneidens, auf der Dorsalseite etwas von einander getrennt; nichts desto weniger aber greifen noch die Haare in einander und verschliessen den Canal. Die Form dieser Haare habe ich in Fig. 11 abgebildet. Von der Mitte geht ein Ast aus, und hier ist wohl die Stelle zu suchen, wo die beiderseitigen Haare ineinandergreifen. Dies als Zusatz zur Darwin'schen Arbeit.

Bei allen mir bis jetzt bekannten Schmetterlingsrüsseln habe

ich diese Haare auf der Dorsalseite angetroffen, die also wohl besonders zu dem angegebenen Zwecke sich entwickelt haben. Ihre Form, sowie auch ihre Grösse scheint den mannigfachsten Schwankungen zu unterliegen. Fig. 12 stellt einige derselben von Catocala, Fig. 13 von Zygaena filipendula dar, beide bei gleicher Vergrösserung gezeichnet. Ich glaube, dass diese Erscheinung des Verschlusses der beiden Rüsselhälften einer genaueren Untersuchung werth ist und dass wir auch hier manche hübsche Anpassung antreffen werden. In einer besonderen Arbeit werde ich mir erlauben, ausführlich über diesen Gegenstand zu berichten. Schliesslich möchte ich die in vorliegenden Blättern begonnene Untersuchung den Herren Entomologen empfehlen.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. II.

Fig. 1. Haare von einem Schmetterlingsrüssel. a schräg von oben, b von der Seite gesehen. cy Cylinder. hs Haarschaft.

Fig. 2. Cylindergebilde von Zygaena filipendula. a von der Seite, b von oben gesehen (Zeiss. Oc. 2. Syst. E).

Fig. 3. Cylindergebilde von Pieris. Von der Seite gesehen (Zeiss. Oc. 2. Syst. E).

Fig. 4. Cylindergebilde von Lycaena Adonis. Von der Seite gesehen (Zeiss. Oc. 2. Syst. E).

Fig. 5. Cylindergebilde von Epinephele Janira (Zeiss. Oc. 2. Syst. E).

Fig. 6. Cylindergebilde von Argynnis. a kleine, b grosse (Zeiss. Oc. 2. Syst. E).

Fig. 7. Cylindergebilde von Arge Galathea (Zeiss. Oc. 2. Syst. E).

Fig. 8. Cylindergebilde von Catocala Hymenaea (Zeiss. Oc. 2. Syst. D).

Fig. 9. Cylindergebilde von Vanessa Jo. (Zeiss. Oc. 3. Syst. D).

In Fig. 3—9 bedeuten: cy Cylinder; sm Spitze der Mittelmasse; z Zähne des oberen Randes des Cylinders; m Mittelmasse.

In Fig. 9 ist cyp die Platten des Cylinders.

Fig. 10. Querdurchschnitt durch den Rüssel von Ophideres fullonica (halb schematisch), hds Haare auf der Dorsalseite des Rüssels, zum Verschluss des Canales (c) dienend. h Hakenapparat, demselben Zwecke dienend. tr Luftröhre.

Fig. 11. Haare an der Dorsalseite des Rüssels von Ophideres fullonica, stärker vergrössert.

Fig. 12. Dasselbe vom Rüssel von Catocala (Zeiss. Oc. 2. Syst. E).

Fig. 13. Dasselbe vom Rüssel von Zygaena filipendula (Zeiss. Oc. 2. Syst. E).

Kleinere histologische Mittheilungen.

Von

Dr. **P. Schiefferdecker,**

Docent und Prosector zu Rostock.

1) Ueber eine neue Doppelfärbung.

Seit dem Frühjahr 1876 habe ich bei meinen Untersuchungen eine neue Doppelfärbung angewendet, welche ich nach meinen Erfahrungen, und diese beziehen sich auf fast alle Gewebe des thierischen Körpers, nur aufs Wärmste empfehlen kann. Zu dieser Färbung verwende ich einen rothen Farbstoff, das in die Histologie schon seit einiger Zeit von Fischer eingeführte Eosin (Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XII. p. 349), und mehr blaue, sogar grüne Anilinfarben: Dahlia (Zuppinger, Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X, p. 256 und Huguenin Correspondenzblatt f. Schweizer-Aezte 1874, p. 55), Methyl-Violett [1]) und Anilingrün, welches letztere ich der Güte des Herrn Prof. Merkel verdanke [2]). Diese drei Farbstoffe wirken im Allgemeinen einander sehr ähnlich, bisweilen indessen zeigen sie bestimmte specif. Verschiedenheilen. Der Hauptvortheil der neuen Methode besteht darin, dass bei zusammengesetzten Organen die einzelnen Gewebsbestandtheile, oder auch einzelne

---

1) Jürgens: Virch. Arch. Bd. 65. p. 189—195, und Cornil: Comptes rendus 24 mai 1875.

2) Vor Kurzem hat Calberla (Ein Beitrag zur mikroskopischen Technik: Morpholog. Jahrbuch von Gegenbaur. Bd. III. H. 4, p. 625) Versuche über eine Doppelfärbung mit Eosin und Methylgrün mitgetheilt. Ich möchte hier nur bemerken, dass dieser Farbstoff mit unserem Anilingrün nicht identisch ist. Ich habe das Methylgrün und das ebenfalls in jener Arbeit von Calberla empfohlene Indulin noch nicht selbst prüfen können. Weiter möchte ich noch erwähnen, dass ein anderer grüner Anilinfarbstoff, das Smaragdgrün, welches ich ebenfalls der Güte des Herrn Prof. Merkel verdanke, durchaus von dem Anilingrün verschieden ist, und sich als nicht brauchbar zum Zwecke der Gewebsfärbung erwiesen hat.



Schichten desselben Gewebes sehr scharf durch Farbenunterschiede, welche leicht ins Auge fallen, sich trennen, so dass namentlich Demonstrationspräparate sich auf diese Weise in manchmal wirklich überraschender Schönheit herstellen lassen. Dabei harmoniren die einzelnen Farben mit einander sehr gut, so dass die Bilder einen dem Auge angenehmen Eindruck machen. Ferner ist die Methode sehr leicht anwendbar, da die Farbstoffe verhältnissmässig billig sind, die Färbung schnell auszuführen ist, ja man sogar die Gewebe direkt in der alkoholischen Eosinlösung erhärten kann.

Auch die Haltbarkeit der Präparate ist eine genügende, wenn auch mit einigen Beschränkungen. Die Präparate vertragen nur Lackeinschluss, und müssen im Dunklen aufbewahrt werden, da das Licht das Eosin angreift.

Die Verwendbarkeit der Methode ist eine sehr bedeutende, denn erstens liefert sie, wie ich unten noch näher zeigen werde, für die meisten Organe gute Resultate, und dann kann man sie sowohl bei Präparaten, die in Alkohol als auch bei solchen, die in Chromsäure, sogar deren Salzen gehärtet wurden, anwenden, nur sind die Farbentöne in beiden Fällen oft verschieden.

Was nun die Ausführung der Färbung anbelangt, so verfahre ich dabei folgendermassen: Das Eosin wird nach den Angaben von Fischer (Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XII, p. 349) in alkoholischer Lösung hergestellt, von Dahlia, Methyl-Violett und Anilingrün macht man 1procentige wässerige Lösungen[1]). Der Gewebsschnitt wird in einem Schälchen mit Alkohol, dem einige Tropfen Eosin zugesetzt sind, gefärbt. Zeitdauer verschieden: von einer halben Stunde bis mehrere Stunden etc., zu langes Verweilen in dem Eosin schadet nichts. Darauf spült man den Schnitt in Wasser ab, wobei er etwas Eosin verliert, da dasselbe, wie bekannt, in geringem Grade in Wasser löslich ist. Sodann legt man denselben in ein mit einer Lösung einer der andern Farbstoffe gefülltes Uhrschälchen und lässt ihn darin einige Minuten liegen, bis er sehr intensiv, fast schwarz gefärbt erscheint. (Hier kann man, namentlich wenn es sich um sehr kleine Präparate handelt, die man in der dunklen Flüssigkeit leicht verlieren

1) Alkoholische Lösungen dieser Farbstoffe färben zu wenig, um brauchbar zu sein. Daher kann man auch nicht das Eosin mit den anderen Farben mischen.



kann, entweder die Lösung verdünnen und länger einwirken lassen, oder, noch besser, man legt in die gewöhnliche Lösung ein Stückchen Fliesspapier so, dass es am Rande über das Uhrschälchen hinausragt. Auf dieses Fliesspapier legt man dann die Präparate gerade an die Flüssigkeitsgrenzen. Wenn die Färbung genügend ist, zieht man das Fliesspapier mit den daran haftenden Schnitten heraus und spült letztere herunter.) Nachdem man den Schnitt dann wieder in Wasser abgespült hat, legt man ihn in Alkohol. Dieser hat die Eigenschaft, beide Farbstoffe in hohem Grade zu lösen, und es ist dieser Moment daher der schwierigste bei der Färbung, da es darauf ankommt, den richtigen Augenblick zum Herausnehmen der Schnitte zu treffen, d. h. den Zeitpunkt, an dem die beiden Farbstoffe grade genügend ausgezogen sind, um dem Präparat die richtige Farbenintensität zu geben. Man lernt das indessen bald beurtheilen. Auch geht es sehr gut, dass man den Schnitt herausnimmt, in Nelkenöl unter dem Mikroskop betrachtet und, falls die Färbung noch zu intensiv ist, wieder in Alkohol zurücklegt. Im Allgemeinen ist es besser die Präparate herauszunehmen wenn sie eigentlich noch zu blau sind, da das Eosin etwas schneller ausgezogen wird als die anderen Farbstoffe. Es geht dies sehr gut, da das Nelkenöl, in welches man die Präparate nach dem Alkohol hineinthut, das Eosin nicht mehr angreift, dagegen die anderen Farbstoffe (in etwas verschieden hohem Grade) löst. So kann man dann ein beliebiges Farbenverhältniss erzielen. Ist die richtige Färbung erreicht, so saugt man das Nelkenöl mittelst Fliesspapier möglichst vollständig von dem auf dem Objectträger befindlichen Präparate ab (am besten, indem man das Papierstückchen an die eine Seite des Präparats legt, und dann den Objectträger schräg stellt) und benutzt dann Canadabalsam in Chloroform gelöst zum Einschluss. In diesem tritt weiter keine Veränderung mehr ein. Ist noch zuviel Nelkenöl zurückgeblieben, so tritt ein weiteres Ausziehen des blauen Farbstoffs ein, in Folge dessen dann das Object von einem blauen Hofe umgeben ist. Es ist das also sorgfältig zu vermeiden.

Wie man sieht, ist die Methode sehr einfach; auch habe ich in meinem mikroskopischen Curs die Beobachtung gemacht, dass die Studenten dieselbe sich leicht aneignen.

Ich werde im Folgenden stets die Färbung so beschreiben, wie sie sich bei Präparaten zeigt, die entweder in Alkohol oder in

Eosin-Alkohol gehärtet sind — Chromsäure-Präparate zeigen Abweichungen davon, die indess gewöhnlich nicht bedeutend, und an sich constant sind. Was das Anilingrün anbetrifft, so färbt dasselbe im Allgemeinen grün, wo die andern beiden blau färben, dies ist also zu ergänzen. Unter Umständen färbt es specifisch, und die Fälle werde ich bemerken.

Was nun die Vertheilung der Farben auf die einzelnen Gewebstheile anlangt, so kann man zunächst, was die Zellen anbetrifft, ganz im Allgemeinen sagen, dass die blauen resp. grünen Farbstoffe hauptsächlich die Kerne, dass das Eosin den Zellkörper färbt, wobei indess gleich hier hervorgehoben werden soll, dass in Bezug auf diesen letzteren sich mannigfache Farbennuancen, herbeigeführt durch Mischung der rothen mit den blauen Farbstoffen, erkennen lassen, augenscheinlich bedingt durch den sonstigen dem Protoplasma beigemischten Zellinhalt, oder auch die Veränderungen, welche das Protoplasma durch Alter erfährt. Was die Zellausscheidungsproducte anlangt, so weit sie vermöge ihrer schleimigen oder festen Consistenz sich auf mikroskopischen Schnitten erkennen lassen, so werden die ersteren im Allgemeinen mehr blau, die letzteren mehr roth, manchmal einfach eosinroth gefärbt. So erscheint der Inhalt der Becherzellen, sowohl wenn er in der Zelle noch enthalten, als auch, wenn er vorgequollen ist, intensiv blau, die Zwischensubstanz des hyalinen Knorpels leicht bläulich, so die Zellmembran eosinroth, die elastischen Fasern glänzend roth, die Bindegewebsfibrillen dunkelrosa, der Knochen intensiv scharlachroth. Eine sehr eigenthümliche und durchaus characteristische Färbung zeigen die rothen Blutkörperchen, dieselben sind hellscharlachroth. Bei dem Blute niederer Wirbelthiere, welche Kerne in ihren Blutkörperchen haben, tritt diese Färbung gegenüber dem intensiv blauen Kerne noch mehr hervor[1]). Die Färbung ist so intensiv, dass Schnitte durch Organe, deren Blutgefässe noch mit Blutkörperchen gefärbt sind, ganz wie injicirt aussehen, so scharf hebt sich dieser Scharlach gegen alle sonstigen Farbentöne ab.

Was nun die einzelnen Organe anlangt, so ist darüber folgendes zu sagen.

---

1) Ich will hier gleich noch besonders herverheben, dass man bei dem Blute von Säugethieren bei Anwendung der Doppelfärbung niemals auch nur eine Andeutung einer Kernfärbung in den rothen Blutkörperchen findet.

1. Haut.

Die Haut ist mit das dankbarste Object für unsere Färbung, sie liefert überraschend schöne Bilder. Die einzelnen Schichten der Epidermis, sowie diese im Ganzen gegen die Cutis heben sich sehr scharf ab. Auf die Epidermis werde ich in einer besonderen Arbeit zurückkommen. In der Cutis zeichnen sich die dunkelrosa gefärbten Fibrillenbündel des Bindegewebes prächtig scharf ab, so dass ihre Anordnung und Durchflechtung leicht zu erkennen ist. Gegen diesen rosa Untergrund heben sich die blauen Kerne der Bindegewebszellen, die Gefässe mit ihrem scharlachrothen Inhalt und ihrer Muskulatur, sowie die Schweissdrüsen mit ihren ziemlich stark blau gefärbten Zellen, auf deren dem Ausführungsgange zugekehrten Rande sich die feine rothe Cuticula erkennen lässt, ausserordentlich scharf ab.

Haare und Nägel werden gleichfalls sehr schön. Auch diese werde ich mit der Epidermis zusammen getrennt besprechen.

2. Muskelsystem.

Eignet sich nicht besonders für unsere Färbung, was die Details anlangt, dagegen hebt sich das Gewebe als solches gegen andere Gewebe sehr schön ab. Die glatten Muskeln zeichnen sich namentlich bei schwacher Färbung gegen das umliegende Bindegewebe aus, sie bleiben dann dunkeler roth, auch mit einem andern Farbentone, als die Bindegewebsbündel. Die quergestreiften Muskeln haben dann einen noch etwas dunkleren Farbenton.

3. Knochen und Knorpel.

Die Grundsubstanz des entkalkten Knochens wird intensiv scharlachroth, die Zellen mehr bläulich. Am meisten eignet sich unsere Methode für den Ossifikationsprocess. Hier zeigt sich nämlich die eigenthümliche Erscheinung, dass an der Stelle, wo die Knorpelzellennester liegen, die Zwischensubstanz des Knorpels, welche bis dahin einen bläulich röthlichen Farbenton hatte, ziemlich plötzlich eine intensiv blaue Farbe bekommt, welche also die characteristische Färbung des verkalkten Knorpels sein würde. Die Knochengrundsubstanz erscheint, wie schon oben erwähnt, intensiv scharlachroth gefärbt und so hebt sich nun weiter nach dem Knochen hinein die aufgelagerte eigentliche Knochensubstanz

sehr schön von dem verkalkten Knorpel ab. Andererseits kann man dadurch den letzteren weit in den Knochen hinein verfolgen, da sich jede Spur desselben ohne Weiteres durch ihre blaue Färbung zu erkennen giebt. So kann man z. B. auf Querschnitten durch die Mitte der Tibia vom Neugeborenen sehr deutlich in der Mitte der Knochenbalken die Knorpelreste erkennen.

Der hyaline Knorpel giebt mit seiner bläulichen Grundsubstanz und den in diese eingelagerten röthlichen Zellen mit mehr blauen Kernen ein recht zierliches Bild. Das Perichondrium erscheint intensiv roth und hebt sich so scharf gegen den Knorpel ab. Sehr schön sieht man oft (z. B. am Trachealknorpel) die Eintheilung der Grundsubstanz des Knorpels in einzelne Territorien, die Grenzpartieen sind fast schwarzblau. Elastischer Knorpel giebt ganz vorzügliche Bilder, namentlich an den Uebergangsstellen von hyalinem in elastischen Knorpel (z. B. Cartilago arytaenoidea). Die elastischen Fasern werden lebhaft roth und zeichnen sich so äusserst zierlich von der hellblauen Grundsubstanz ab.

4. Nervensystem.

Querschnitte durch das Rückenmark zeigen die gröbere Faserung recht gut, da die Nervenfasern, sowohl Mark wie Axencylinder, roth gefärbt sind, während das Neurogliagewebe blauröthlich mit dunkelblauen Kernen erscheint. Die Ganglienzellen sind röthlich mit einem schwachen Stich ins Blaue, während ihre Kerne ganz im Gegensatz zu den Kernen der sonstigen Zellen eher etwas röthlicher als der Zellkörper erscheinen. Das Kernkörperchen ist gewöhnlich intensiv dunkelroth.

Besonders zu empfehlen ist die Doppelfärbung für das Kleinhirn, um die Körnerschicht hervortreten zu lassen. Die Purkinje'schen Zellen bleiben ganz roth, sowohl Kern wie Zelle.

Für das periphere Nervensystem kann ich die Doppelfärbung im Allgemeinen nicht empfehlen. In einigen wenigen speciellen Fällen ist sie indess brauchbar. So treten z. B. die Nerven in der Froschblase sehr schön hervor. So färbt dann ferner das Methyl-Violett (nicht so die andern) die feinen Nerven in der Haut der Neunaugen sehr schön.

5. Darmkanal.

Wir kommen hier zu einem für unsere Methode sehr dankbaren Gebiete: den Drüsen. Es lassen sich nämlich einmal con-

stante Unterschiede in der Färbung verschiedener Drüsen auffinden und zweitens, bei manchen wenigstens, Unterschiede in der Färbung der Zellen derselben Drüse je nach ihren Zuständen. Ein sehr schönes Beispiel für den ersten Fall bieten die aquiparen und muciparen Drüsen an der Zungenwurzel. Die ersteren zeigen ein hellrothes Protoplasma mit schön blauen Kernen, die muciparen sind so intensiv blau gefärbt, dass man die Kerne oft nicht sieht. Beide Drüsenarten heben sich dann wieder prächtig gegen rothen Muskelgrund ab. Ein Beispiel für den zweiten Fall bietet die Gl. submaxill. und sublingualis. In dem sogenannten Ruhezustand sind die Zellen hier gleichmässig blau gefärbt, wenn auch nicht so intensiv wie die muciparen Drüsen am Zungengrunde, die noch dunkler blauen Kerne liegen, wie bekannt, wie plattgedrückt dicht an einem Rande. Im sogenannten Thätigkeitszustande sind die Zellen körnig röthlich gefärbt mit blauem rundem, in der Mitte liegendem Kerne. Die Halbmonde sind stets röthlich gefärbt. Die Parotis hat stets hellröthliche Zellen mit blauem Kern. Aehnlich das Pankreas, nur dass hier der Ton etwas mehr blau ist. Ganz besonders rothe Zellen hat eine Drüse, die allerdings nicht hieher gehört, die Thränendrüse.

Das Epithel der Mundhöhle, Zunge und des Oesophagus theilt sich auch durch die Färbung in eine obere und eine tiefere Schicht. Das Epithel und die Drüsen des Magens und Darms eignen sich für die Färbung ganz vorzüglich, ich werde sie gesondert besprechen.

Die Lymphdrüsen des Darms, welche sich sehr schön von der Umgebung abheben, werden wir mit den anderen Lymphwegen zusammen besprechen.

6. Leber.

Die Leber liefert recht brauchbare Bilder, namentlich, wenn die Capillaren noch voll Blutkörperchen sind.

7. Respirationsorgane.

Die Färbung der Trachea und des Kehlkopfs ist sehr schön, z. B. für einen Längsschnitt durch die Stimmbänder und die Seitenwand, wobei die verschiedenen Gewebe sich prächtig abheben. Das Epithel der Trachea erscheint gleichmässig rosa mit blauen Kernen, die Cilien ebenfalls rosa. Bei den Schleimdrüsen lassen sich wiederum sehr schön die thätigen von den ruhenden Zellen unterscheiden.

Für die Lunge sind die Resultate befriedigend. Die Muskulatur der Bronchien tritt scharf hervor. Das Epithel derselben sowie das der Lunge wird hell rosa mit blauen Kernen: eine wie es scheint allgemeine Farbe der nur als Decke dienenden Epithelien des Körperinnern.

Die blauen Farbstoffe ohne Eosin liefern hier übrigens auch schon recht hübsche Bilder.

8. Harnorgane.

Für die Unterscheidung der Epithelien der einzelnen Abtheilungen der Nierenkanälchen bietet unsere Methode nichts besonderes. Die Zellen sind sämmtlich roth mit blauen Kernen, nur erscheinen die Zellen der gewundenen Kanälchen besonders intensiv dunkelroth.

In den Ureteren und der Harnblase hat das Epithel wiederum die Farbe des einfachen Deckepithels: rosa mit blauen Kernen. Die Schichten zeigen keinen Unterschied.

Ausserordentlich schöne Bilder liefert die Harnblase der Amphibien. Hier treten auch die Nervennetze: blassroth mit blauen Kernen, deutlich hervor.

9. Männliche Geschlechtsorgane.

Für den Hoden erscheint die Doppelfärbung sehr brauchbar. Sowohl die Stützzellen, wie die Spermatoblasten treten mit rosa Protoplasma und blauen Kernen deutlich hervor. Bei denjenigen der Spermatoblasten ist die gröbere Körnung ausgezeichnet deutlich.

Die Spermatozoen färben sich ebenfalls sehr scharf: der Kopf wird blau, von mittlerer Farbenintensität, das Mittelstück und der Schwanz werden gleichmässig rosa. Sehr eigenthümlich ist, dass der hinterste Theil des Kopfs, da wo derselbe an das Mittelstück stösst, regelmässig viel dunkler blau gefärbt ist als der übrige Kopf. Ich glaube nicht, dass diese Erscheinung auf eine besondere Lichtbrechung an dieser Stelle zurückzuführen ist, obwohl man hieran ja bei der starken Krümmung der Kopfflächen an dieser Stelle auch denken könnte. Der Färbung nach würde also der Kopf der Spermatozoen einem Kern, und das Mittelstück nebst Schwanz dem Protoplasma resp. der Flimmercilie einer Zelle entsprechen. Es ist diese Färbung jedenfalls bemerkenswerth, wenngleich man darauf noch keine sicheren Folgerungen bauen kann.

Auch die Häute des Hodens geben sehr zierliche Bilder.

Sehr hübsche Präparate ergiebt auch die Prostata. Das Drüsenepithel ist hier schön roth mit dunkelblauem Kerne. Die Concremente sind leuchtend dunkel scharlachroth gefärbt. Muskeln wie sonst beschrieben.

10. Weibliche Geschlechtsorgane.

Ovarien, Uterus und Tuben, Vagina, Mammae geben sämmtlich sehr schöne und zierliche Bilder. Das Epithel des Corpus uteri und der Uterindrüsen ist wieder rosa mit einem leicht bläulichen Ton und mit blauen Kernen.

11. Blutgefässe.

Bei den mittleren und grossen Blutgefässen tritt die Schichtung der Wandung durch Färbung der Muskulatur und der elastischen Lagen recht gut hervor.

12. Die sogenannten Blutgefässdrüsen sowie die Lymphdrüsen geben sämmtlich ganz ausgezeichnete Bilder. Dieselben werden seit einiger Zeit im hiesigen Institute einer besonderen Bearbeitung unterzogen, weshalb ich hier nicht näher darauf eingehe.

13. Von den Sinnesorganen habe ich zu bemerken, dass eine Doppelfärbung bei den Nervenendigungen in der Haut keine guten Bilder giebt; wenigstens bei den Säugethieren. Bei manchen niederen Wirbelthierklassen hat Prof. Merkel dagegen recht schöne Bilder erhalten. Ebenso wenig genügt die Färbung der Geschmacksorgane.

Beim Auge geben die äussern Theile natürlich, wie nach dem vorhergehenden zu schliessen, recht brauchbare Bilder. Sehr schön tritt auch der Musc. ciliaris hervor (namentlich bei Anwendung von Anilingrün). Die Retina giebt ein schönes Schichtenbild, ohne indess Besonderes zu bieten.

Gehör- und Geruchsorgan habe ich nicht untersucht.

2. Ueber eine neue Färbungsmethode des Centralnervensystems.

In seinem Handbuch der Anatomie des Menschen theilt Henle in der Vorrede zu der Nervenlehre eine von Merkel angegebene Methode der Färbung des Centralnervensystems mit, welche darin besteht, dass man die betreffenden Schnitte zuerst 1—2 Minuten in Palladiumchlorür von 1:300—600 und dann nach Auswaschen in eine Gerlach-Clarke'sche Carminlösung legt. Bei meinen Untersuchungen fand ich nun, dass ein in letzter Zeit hier von Herrn Dr. Witte hergestellter und Prof. Dr. Merkel zu Versuchen

übergebener Farbstoff bei dieser Methode noch weit schönere Bilder giebt als die oben genannte Carminlösung. Es ist dieser das pikrokarminsaure Natron. Die Färbung ist sehr prägnant: die Ganglienzellen und die Axencylinder werden intensiv roth, während das Nervenmark stark gelb wird, und zwar ist das Roth ein sehr angenehmes sanftes Carminroth, und das Gelb dasjenige der Pikrinsäure. Gewöhnliches Pikrokarmin giebt lange nicht so schöne Bilder.

Was die Methode anlangt, so wendet man am besten kalt gesättigte Lösungen des pikrokarminsauren Natrons an, da dasselbe im Ganzen nur schwach färbt. Nachdem man das Präparat etwa 1—2 Minuten in der oben erwähnten Palladiumchlorürlösung liegen gelassen und dann abgespült hat, lässt man es in der Farbstofflösung etwa 8—10 Minuten verweilen. Dann Lackeinschluss. Allerdings tritt auch bei dieser Methode wie bei der zuerst angegebenen später häufig ein Nachdunkeln der Palladiumfärbung ein, wodurch die Präparate leiden.

Unser Farbstoff ist ferner sehr geeignet um isolirte Ganglienzellen zu färben, und zwar am besten nach Anwendung von Ranvier's Alkohol. Ich kann mich, wenigstens was das Centralnervensystem anlangt, nur den Angaben von Ranvier anschliessen; sein Alkohol hat mir bessere Dienste geleistet als die von Deiters empfohlenen Macerationslösungen und als die jüngst von Eichhorst im Centralblatt empfohlene Carbolsäure. Wenn man in eine mässige Menge (soviel dass die Präparate grade bequem darin liegen können) des Ranvier'schen Alkohols frisches Rückenmark vom Kalb oder Rind in Stücke von etwa $1/2$ ctm. Dicke geschnitten einlegt und in einem gut verschlossenen Glase darin einige Tage liegen lässt, kann man nachher, wenn man kleine Stücke der grauen Substanz in wenig Wasser in einem Reagenzglase schüttelt, ganz vorzügliche isolirte Ganglienzellen erhalten. Wenn man annehmen kann, dass des Schüttelns genug sei, setzt man dem Wasser im Reagenzglase etwas Glycerin zu und einige Tropfen der concentrirten Lösung des pikrokarminsauren Natrons. Sodann lässt man das Reagenzglas ruhig ein bis zwei Tage stehen. Nach dieser Zeit haben sich die Ganglienzellen vermöge ihres grösseren specif. Gewichts entweder auf den Boden des Glases gesenkt oder befinden sich doch in den tieferen Flüssigkeitsschichten. Was oben schwimmt sind gewöhnlich nur Bindegewebsfetzen, in denen aller-

dings auch hin und wieder noch Ganglienzellen sitzen können. Im Allgemeinen kann man um diese Zeit den obern Theil der Flüssigkeit abgiessen, ohne dass viel verloren geht. Ist noch viel Flüssigkeit übrig geblieben, wiederholt man die Procedur nach einiger Zeit. Den übrigen geringen Rest von verdünntem roth gefärbtem Glycerin mit den Zellen und Gewebsfetzen schüttet man dann in ein kleines Uhrschälchen, setzt noch ein paar Tropfen Glycerin zu und stellt dann dasselbe in einen Schwefelsäuretrockenapparat. Nach zwei Tagen ist gewöhnlich schon das sämmtliche Wasser verdunstet, und die Gewebsfetzen und Zellen liegen nun intensiv gefärbt in ziemlich wasserfreiem Glycerin, in dem man sie beliebig lange aufbewahren kann. Allmählich scheint übrigens der Farbstoff mehr und mehr an die Gewebselemente heranzutreten, denn die Flüssigkeit entfärbt sich gewöhnlich fast ganz. In dem Uhrschälchen sieht man nun unter dem Mikroskope die schönsten Ganglienzellen intensiv roth gefärbt und dadurch leicht unter den Bindegewebsfetzen aufzufinden, welch letztere gewöhnlich nur schwach gefärbt erscheinen. Die Ganglienzellen selbst nun unter dem Präparirmikroskope mit der Nadel herauszufischen und auf den Objectträger überzuführen, ist unpraktisch, da die zahlreichen Fortsätze sich dann fast immer umschlagen, besser thut man, einen Tropfen der Flüssigkeit, in dem immer einige Zellen zu sein pflegen, auf den Objectträger zu bringen und dann unter dem Präparirmikroskope die unnützen Bindegewebsfetzen mit der Nadel zu entfernen, möglichst ohne die Zellen zu berühren. Es ist überraschend, wie viel leichter sich die Ganglienzellen nach der Färbung auffinden und in Folge dessen auch isoliren lassen und wie viel mehr man sieht. Die grossen Zellen kann man mit blossem Auge ganz gut erkennen. Da indessen jede auch noch so sorgfältige Uebertragung die Ganglienzellen immer etwas schädigt, so eignen sich zur Beobachtung derselben am besten planconcave Glasschälchen, wie man sie häufig als Beigabe älterer Mikroskope findet. Allerdings kann man hierbei nur schwächere Systeme anwenden. Da sich die Zellen in dem Glycerin beliebig lange halten, so eignet sich diese Methode ferner sehr gut um einen Vorrath für Curse anzulegen.

Sonst ist das pikrokarminsaure Natron nach meinen Erfahrungen nicht geeignet das Pikrokarmin zu ersetzen, da es eine zu schwache Färbekraft besitzt.

Bemerkungen zur Anatomie der Tasthaare.

Von

Dr. **Ludwig Loewe**

in Berlin.

Hierzu Tafel III.

1. Zur Frage von der Nervenendigung an den Tasthaaren der Kaninchenschnauze.

Die neuste Zeit hat eine Reihe von Beobachtungen über Nervenendigungen innerhalb der Epithelzellen gebracht, zu welchen einen Beitrag zu liefern, Zweck der folgenden Zeilen sein soll. Fertigt man durch die Tasthaare aus der Schnauze eines ausgewachsenen Kaninchens Längsschnitte (wie Fig. 1), so sieht man, wie dies s. Z. Gegenbaur (Untersuchungen über die Tasthaare einiger Säugethiere, Ztschr. f. wissensch. Zoolog. III. Bd. 1851) und Leydig (Ueber die äusseren Bedeckungen der Säugethiere. Müller's Arch. Jhrg. 1859) beschrieben haben, grosse markhaltige Nervenstämme seitlich den Haarbalg durchbohren (Fig. 1 n) um nach mannigfaltigen Theilungen und Geflechtbildungen zwischen innerer Haarbalgscheide (Fig. 1 i h) und den Gefässen des cavernösen Körpers (Fig. 1 cc) nach oben gegen den Ringwulst (Fig. 1 R) zu verlaufen. Hier nun lassen sie die verschiedenen Autoren auf verschiedene Art und Weise endigen. Burkhard (über Nervenendigungen in den Tasthaaren der Säugethiere. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1870 S. 514) giebt an, dass die in den Ringwulst eintretenden Nerven daselbst ein Netz bilden und wahrscheinlich mit eigenthümlich beschaffenen Zellen im Zusammenhang stehen. Leydig (l. c.) findet, dass die Nerven da, wo der Ringsinus (Fig. 1 Rs) sich befindet, bis hart an die äussere Wurzelscheide (Fig. 1 äw) heran treten und nachdem die Primitivfasern sich häufig getheilt haben, eine Art Kranz bilden, der bis zur äusseren Wurzelscheide vorzudringen sucht. Odenius (Beitrag zur Kenntniss des

anatomischen Baues der Tasthaare; Vortrag gehalten in der physiologischen Gesellschaft in Lund 1866. Deutsch in Max Schultze's Arch. II. Bd.) lässt die einzelnen Fasern nach Verlust der Markscheide zu schmalen glänzenden Terminalfasern werden, welche dicht in einer homogenen Substanz mit runden blassen Kernen eingebettet zu sein scheinen, und von denen jede mit einer länglichen, abgerundeten Anschwellung von fein granulirtem Aussehen endet. Schöbl hat mehrere Arbeiten über die Haare geliefert, in denen er verschiedene Arten von Nervenendigung beschreibt. In der ersten (Max Schultzes Arch. VII. Bd.: die Flughaut der Fledermäuse und die Endigung der Nerven in derselben) schildert Schöbl eine eigenthümliche pinselförmige Ausstrahlung, mit welcher die Haar-Wurzeln der Flughaut der Fledermäuse in einem der malpighischen Schleimschicht entstammenden Wurzelzellkörper endigen. Von Letzterem geht nach abwärts eine Tannenzapfen ähnliche Verlängerung, die von einem Nervenstämmchen knäuelartig umwickelt wird. Ausser dieser Art von Nervenendigung existirt nach Schöbl noch eine zweite Art. Es soll nämlich der zu dem Tasthäärchen tretende Nerv einen Ring von Nervenfasern um den Hals des Haares unterhalb der Einmündung der Talgdrüsen bilden. Die Anschauungen Schöbl's über die nervöse Natur der tannenzapfenförmigen Verlängerung des Wurzelzellkörpers sind von Stieda angegriffen worden. Stieda erklärt die Schöbl'schen Terminalkörperchen für junge Haarkeime. Ebenso Beil (Ueber Nervenendigungen in den Haarbälgen einiger Tasthaare, Inaugural-Dissertation, Göttingen 1871) und ganz neuerdings Unna (Max Schultze's Arch. Bd. XII. p. 665). Endlich hat Schöbl selbst in einer späteren Arbeit (Max Schultze's Archiv. IX. Bd.: Ueber die Nervenendigungen an den Tasthaaren der Säugethiere, sowie über die feinere Struktur derselben) seine früheren Angaben über die nervöse Natur der Wurzelzellkörper zurückgenommen. Dafür hat Schöbl in einer dritten Arbeit (Max Schultze's Arch. VII. Bd. Jahrg. 1872: das äussere Ohr der Mäuse als Tastorgan) angegeben, dass zu jedem Tasthaar des äussern Ohrs der Mäuse mehrere aus marklosen Nervenfasern bestehende Nervenstämme treten, welche unterhalb der Talgdrüsenmündung den Wurzelzellkörper in mehrfacher Tour umwinden. Von diesem Ring treten Fasern nach abwärts bis an das untere Ende des Wurzelzellkörpers, um unter demselben einen Nervenknäuel zu bilden.

In einer vierten Arbeit beschreibt Schöbl das äussere Ohr des Igels als Tastorgan (M. Schultze's Arch. VIII. Bd. S. 295). Danach umwickeln die Nervenfasern den cylindrischen Theil des Haarbalges unmittelbar unter der Einmündung der Talgdrüsen mit einem starken Nervenring. Zugleich sollen von der Innenfläche des Nervenringes Nervenfasern nach unten abgehen und unter der Spitze des Wurzelzellkörpers schlingenartig endigen. Auch diese Angabe hat Schöbl später zurückgenommen (Vortrag in der böhmischen Gesellschaft 19. April 1872) und als terminalen Tastapparat eine eigenthümliche Längsfaserung der Glashaut beschrieben, welche Längsfasern dicht eine neben der andern an der Oberfläche des Wurzelzellkörpers verlaufen, unten schlingenförmig umbiegen und auf diese Weise die ganze Oberfläche des Wurzelzellkörpers umspannen sollen. Die Tasthaare der Säugethierschnauze anlangend kommt Schöbl zu dem allgemeinen Resultat, dass der Nervenendapparat an denselben aus einem Nervenringe und aus der modificirten Glashaut bestehe. Dietl hat ebenfalls mehrere Arbeiten über Haare geliefert. In seiner ersten: Untersuchungen über Tasthaare, Wiener Sitzungsberichte 64. Bd., lässt Dietl die Nervenfasern in den Ringwulst eintreten, ausserdem sollen sie sich in dem Balkenwerk des cavernösen Körpers verästeln. In einer zweiten Untersuchung hat dann Dietl (Wiener Sitzungsberichte 1872, Abth. III. Bd. II) ebenfalls gefunden, dass die Nerven die Glashaut durchbohren, marklos werden und mit einer eigenthümlichen oblongen, knopfförmigen Anschwellung in der äusseren Lage des Epithels endigen. An denjenigen Stellen, an denen die meisten Nervenendigungen vorkommen, zeigt sich die Glashaut von besonderer Stärke. In einer dritten Arbeit (Dietl, Untersuchungen über Tasthaare. Wiener Sitzungsberichte 1873. p. 213) sah Dietl an den Tasthaaren der Pferdelippe in den äussersten Zelllagen der äussern Wurzelscheide Langerhans'sche Körperchen und vermuthet Dietl, dass die Nervenfasern in dem Epithel der Wurzelscheide endigen. Sertoli (Sulla terminazione de nervi nei peli tattili, Gazetta medico veterinaria. Anno II. 1872) lässt die Nerven durch die sogenannte Glashaut des Haarbalges durchtreten; dann sollen sie sich im Epithel mit Langerhans'schen Terminalkörpern in Verbindung setzen. Jobert (Recherches sur les organes tactiles des Rongeurs et des Insectivores. Compt. rend. Tome LXXVIII pag. 1058) lässt die Nerven an den Haarbälgen als nackte Achsencylinder anschei-

nend mit Endknöpfchen frei endigen. In einer zweiten Arbeit hat Jobert (Des poils considérés comme agents tactiles chez l'homme, gazette méd. de Paris 1875 Nr. 6—7) angegeben, dass die Nerven beim Menschen als feinste varicöse Achsenfibrillen bis zur Glashaut vordringen, wo sie in kleinen Anschwellungen endigen. Redtel (der Nasenaufsatz des Rhinolophus Hippocrepis, Ztschr. f. wissensch. Zoolog. XXIII. Bd. pag. 254) lässt die Nerven nicht im Epithel des Haarbalges, sondern mittelst blasser Endkolben im Bindegewebe dicht an der äusseren Wurzelscheide endigen. Was die Lehrbücher der Histologie anbetrifft, so befindet sich in der Gewebelehre von Kölliker, Leipzig 1867, die Angabe, dass die äussere Faserhaut des Haarbalges einzelne Nervenfasern in spärlichen Theilungen erkennen lasse und dass auf der Glashaut ziemlich dicht liegende, gleichlaufende Längslinien zu finden seien. Diese Kölliker'schen Längslinien sind offenbar identisch mit denjenigen Bildungen, die später Schöbl ebenfalls beschrieben und als Nervenendapparat gedeutet hat (siehe oben). In dem Lehrbuch von Stricker führt Biesiadecki die Angabe von Langerhans an, dass die Haarpapille von einer überaus reichen Menge von Nerven umgeben wird und dass ausserdem in der äusseren Haarbalgscheide markhaltige Nervenfasern verlaufen. Im Haarbalggrunde sollen blasse Fasern zwischen die Zellen der äussern Wurzelscheide eintreten, welche, von der Glashaut ausgehend, bis zur inneren Wurzelscheide reichen. In der neusten sechsten Auflage von Frey's Lehrbuch 1876 giebt Verf. an, dass die Tasthaare der Säuger, unterhalb der Ausmündung der Talgdrüsen, einen Nervenring besitzen. In dem Lehrbuch von Krause wird gesagt, dass blasse Terminalfasern bis dicht an die Glashaut, resp. bis an die äussere Wurzelscheide, zu verfolgen seien. Krause widmet einen ganzen Paragraphen seines durch die Fülle neuer sachlicher und litterarischer Angaben ausgezeichneten Lehrbuches der Litteratur der Nervenendigungen an den Haaren. Ganz neuerdings ist eine Arbeit von C. Arnstein (Ueber die Nerven der behaarten Haut. Wiener Sitzungsberichte 74. Bd. III. Abth. Octob.-Heft 1876) erschienen, worin dieser Autor angiebt, dass man an den Tasthaaren des Mäuseohrs eine Längsstrichelung der Glashaut bemerken kann, die von einer Ausstrahlung markloser Achsencylinder in die Glashaut herrührt. Ausserdem sehe man myelinhaltige Nervenfasern an die Wurzelscheide herantreten, hier ihre Myelinscheide ver-

lieren, sich theilen und stellenweise engmaschige Netze bilden oder als isolirte Nervenfasern verlaufen. Arnstein deutet die an der Glashaut frei endigenden Nervenfäden als specifische Tastnerven, die in der Wurzelscheide und in den Talgdrüsen gelegenen Nervenendnetze bringt er dagegen mit denen des Rete Malpighii unter einen Gesichtspunkt, indem er sie als das Gemeingefühl vermittelnde Nerven auffasst.

Ich komme nun zur Beschreibung meines eigenen Befundes. Das Präparat Fig. 1 ist ein Längsschnitt eines Tasthaares aus der Schnauze eines ungefähr 2 Monat alten Kaninchens. n bedeutet den Nervenstamm, dessen Verzweigung auf dem abgebildeten Längsschnitt nicht getroffen ist, aber an andern Schnitten deutlich nachgewiesen werden konnte. Der Nerv n verläuft zwischen der innern Haarbalgscheide ih und den Gefässen des cavernösen Körpers cc in leichten Schlängelungen. Die Längsrichtung seines Verlaufes bildet mit der Längsaxe des Haares einen spitzen Winkel. Demgemäss durchbohrt er die innere Haarwurzelscheide in schräger Richtung, so dass er, je mehr er nach oben kommt, immer näher an die Glashaut g herantritt. Am Ringwulst R angelangt lagert er sich in dessen innerste und unterste Partie ein, so dass er hier ganz dicht der Glashaut aufliegt. Etwas unterhalb der Mitte des Ringwulstes hört er wie abgeschnitten auf und ist nicht weiter zu verfolgen, offenbar, weil hier der von mehreren Autoren übereinstimmend beschriebene Nervenring getroffen ist. An derjenigen Stelle der äussern Wurzelscheide äw, an der der Nerv abgeschnitten aufhört, ist die äussere Wurzelscheide etwas verdickt und deutlich in eine äussere dunklere (ädp) und eine innere hellere Partie (ihp) zerfallen. Beide Theile sind gut gegen einander durch ihre Färbung abgesetzt. Der Contour des äussern dunklen Theils ist entsprechend der Stelle, wo sich der Nerv an die Glashaut anlehnt, auf dem Durchschnitt hügelig erhaben und fällt von da nach oben sowohl wie nach unten sanft ab, so dass die dunklere Partie im Durchschnitt ungefähr einer Spindel ähnelt.

Die Zellen der äusseren Wurzelscheide zeigen ausser der Farbendifferenz und der grösseren Anhäufung an der betreffenden Stelle keine besonderen Eigenthümlichkeiten, namentlich habe ich keine Nervenfasern in die dunklere Partie direct hineintreten sehen, geschweige denn, dass es gelungen wäre einzelne Nervenfasern zu den einzelnen Zellen hintreten zu sehen. Auch das von Arnstein

beschriebene Netz von intraepithelialen Nervenfasern innerhalb der äussern Wurzelscheide vermochte ich nicht zu constatiren. Ebensowenig habe ich direct eine Durchbohrung der Glashaut durch die Nervenfasern demonstriren können. Trotzdem der directe Beweis, dass die Nervenfasern in die äussere Wurzelscheide eintreten, nicht geglückt ist, scheint es mir doch das Nächstliegende zu sein, die scheinbare Endigung des Nerven an dem Ringwulst und die auffällige Verdickung, sowie die Farbendifferenz der äusseren Wurzelscheide an eben demselben Orte in eine gewisse Beziehung zu einander zu bringen, um so mehr als neuerdings von Merkel (Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. XI) der Nachweis geliefert worden ist, dass derartige verschiedene Färbungen der Epithelzellen mit den nervösen Eigenschaften derselben in Verbindung stehen.

Diese Vermuthung wird zur Gewissheit, sobald man sich einen Querschnitt eines Tasthaares in der Höhe des Ringwulstes herstellt. Einen solchen zeigt Fig 2 bei starker Vergrösserung (Schieck Oc. C. Obj. 7). Hier ist ägl die äussere, den ganzen Haarbalg umschliessende Glashaut. Sie wird durch einen interstitiellen mit lymphatischer Flüssigkeit gefüllten Gewebsspalt il von dem übrigen fett- und muskelhaltigen Subcutangewebe sc geschieden. Letzteres ist durch eine scharf gezeichnete Grenzlinie gr gegen den Interstitialspalt abgegrenzt. Endothelzellen habe ich an dieser Grenzlinie gr auf dem Querschnitt nicht nachzuweisen vermocht. Die Interstitialspalte il ist durch einige feine Fäden unterbrochen, welche von dem Grenzcontour des Subcutangewebes gr zu der äusseren Glashaut ägl ziehen. Nach innen von letzterer bezeichnet äh die äussere straffe, ih die weit lockerer gewebte, daher nach Carminfärbung bedeutend hellere innere Haarbalgscheide, an der der mit dem Buchstaben R bezeichnete Ringwulst durch seinen Reichthum an durchschnittenen markhaltigen Nervenstämmen n und durch seine mächtige Breiten-Entwicklung in die Augen fällt. Der Ringwulst flacht sich nach beiden Seiten hin sanft ab, ihm gerade gegenüber ist die innere Haarbalgscheide am schwächsten entwickelt. Der Verschiedenheit der Breitenentwicklung der innern Haarbalgscheide ih entspricht auch die äussere Haarbalgscheide äh. Auch diese ist an der Ringwulstseite am mächtigsten, an der entgegengesetzten am schwächsten entwickelt, so dass der Querschnitt durch den ganzen Haarbalg (Fig. 2) die Form einer lang gezogenen Ellipse hat. Zwischen beiden Haarbalgscheiden befin-

den sich die Gefässe des cavernösen Körpers c c. Sie sind zum Unterschiede von den Haarbalgscheiden an der grössten Höhe des Ringwulstes am schwächsten, an der entgegengesetzten Seite am stärksten. Der Querschnitt durch das Haar sammt Haarwurzelscheide entspricht der Configuration des ganzen Haarbalges, ist also ebenfalls eiförmig mit dem spitzen Pol nach dem Ringwulst hin. Gegen die innere Haarbalgscheide i h wird das Haar durch eine innere nur schwach entwickelte Glashaut i g l abgeschlossen. Innere i w und äussere Wurzelscheide äw sind entprechend dem Ringwulst ausgebuchtet. Das Haar selbst dagegen (h) hat einen nahezu kreisrunden Querschnitt und ist excentrisch gelegen. Was die einzelnen Bestandtheile der Wurzelscheide und des Haares anbetrifft, so werden dieselben erst in dem folgenden Paragraphen ihre Besprechung finden. Hier soll nur mit Bezug auf die Frage nach der Nervenendigung im Tasthaar auf folgenden Umstand aufmerksam gemacht werden. An der Ringwulstseite sind die äussersten Zellenlagen des Epithels der äussern Wurzelscheide durch ihre dunkle Färbung ebenso charakteristisch von dem übrigen Epithel unterschieden, wie dies oben von der Partie ä d p der Fig. 1 geschildert worden ist. Diese Dunkelfärbung beruht nach Fig. 2 auf dem Umstand, dass die der Cylinderzellenlage der Epidermis entsprechende Schicht der äussern Wurzelscheide, die in der übrigen Circumferenz des Haares nur ein einzelliges Stratum darstellt, an der betreffenden Stelle sich zu mehrfacher Schichtung erhebt. Obgleich sich zwar auch an dem Querschnitt Fig. 2 nicht direkt Nervenfasern zu den einzelnen Zellen verfolgen liessen, so scheint doch der constante Befund einer dunkleren Färbung an dieser Stelle im Zusammenhang mit der mächtigen Entwicklung der Nervenstämme unter Ausbildung des Ringwulstes und der Wurzelscheide keine andere Deutung zuzulassen, als dass man es hier mit einem specifischen Tastorgan zu thun habe. Der Ringwulst wäre sonach als ein bindegewebiges Tast-Kissen zu betrachten, auf dem ein Epithel aufsitzt, das zwar in der Hauptsache ebenso beschaffen ist, wie an den übrigen Punkten der Haarwurzelscheiden, das aber erstens durch seine Mächtigkeit und zweitens durch eine eigenthümliche Modification der untersten Zellenlagen, in denen mit Wahrscheinlichkeit die Nervenendigung zu suchen ist, ausgezeichnet ist.

Hier soll noch auf eine jedenfalls in Beziehung zur Tastem-

pfindung stehende Eigenthümlichkeit in der Anordnung der kleineren Häärchen (s t h Fig. 1), welche in der unmittelbaren Nachbarschaft der grossen Tasthaare stehen, aufmerksam gemacht werden. Dieselben sind regelmässig um die Peripherie der grossen Tasthaare herum in 2--3, manchmal auch mehr concentrische Kreise gestellt. Ausserdem ist jedes der kleinen Häärchen spitzwinklig gegen die Richtung des grossen Tasthaares orientirt mit der Oeffnung des spitzen Winkels gegen die Hautfläche zu. Wenn man alle Häärchen je eines Kreises durch eine Membran verbunden denkt, bilden sie einen Kegelmantel, dessen Basis das kreisförmige Hautstückchen ist, an dessen Peripherie die Häärchen stehen, während die Axe des Kegels von dem grossen Tasthaar gebildet wird. Zwei bis drei, oft auch mehr solcher Kegelmäntel umragen einer in den andern geschachtelt jedes Tasthaar. Sie sind natürlich gegen letzteres in um so spitzeren Winkel gestellt, je näher sie demselben gelegen sind. Diese Aufstellung charakterisirt die kleineren Häärchen als mit bei der Tastempfindung betheiligte Hülfsorgane. Es kommt oft vor, dass der allerinnerste Kreis von secundären Tasthäärchen so nahe an das grosse Tasthaar gerückt ist, dass er schon aus dem Halse der Haartasche des letzteren in schräger Richtung entspringt. Dasselbe kann auch mit dem innersten und dem zweitinnern Haarkreis der Fall sein etc. Bilder dieser Art sind schon früher gesehen, aber wie mir scheint bis jetzt immer falsch gedeutet worden. Man hat nämlich das secundäre Tasthäärchen als neues Haar aufgefasst, welches sich aus der Wurzelscheide des alten in schräger Richtung entwickeln soll. Viele Abbildungen über Haarentwicklung aus den Wurzelscheiden älterer Haare sind offenbar auf diesen Umstand zurückzuführen.

Mit obigen Worten soll keineswegs die Entstehung eines jungen Haares aus der Wurzelscheide eines alten geleugnet werden, vielmehr soll nur darauf aufmerksam gemacht werden, dass Präparate, an denen sich aus den Wurzelscheiden des einen Haares in schräger Richtung andere Haare ausstülpen, durchaus nicht so ohne Weiteres als Neubildung von Haaren betrachtet werden dürfen.

2. Der Querschnitt durch ein Tasthaar.

Bisher finden sich in den Lehrbüchern der Histologie folgende Angaben über Haarquerschnitte: Kölliker (l. c.) unterscheidet an seinem sehr schönen Haarquerschnitt durch ein Kopf-

haar des Menschen etwas unterhalb der Mitte eine längsgefaserte äussere und quergefaserte innere Haarbalgscheide. Von der Glashaut umschlossen folgt die äussere Wurzelscheide, die in ihrem Bau mit der Malpighi'schen Schicht übereinstimmt, also aus Cylinderzellen und Riff- und Stachelzellen besteht. Die innere Wurzelscheide zeigt 2 oder 3 Lagen länglicher mit ihren Längsachsen derjenigen des Haars parallel gestellter Zellen, deren äussere, von Henle entdeckte, kernlos ist, während die innere, von Huxley beschriebene, kernhaltig gefunden wird. Das Haar selbst ist gegen die mit einer Cuticula endigende innere Wurzelscheide ebenfalls durch eine Cuticula abgeschlossen und besteht aus dem Mark, der Rinde und dem genannten Oberhäutchen. Der in Strickers Lehrbuch von Biesiadecki abgebildete Haarschnitt zeigt nach der Texterklärung im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. In Freys Lehrbuch 1877 findet sich eine Wiederholung der Kölliker'schen Zeichnung, an der die Cylinderzellenlage in der äussern Wurzelscheide besonders deutlich ist, dafür aber die Kerne der Huxley'schen Zellschicht der innern Wurzelscheide fehlen. Nach Krause (Lehrbuch 1876) besteht ein Haarquerschnitt (abgesehen von der Haarbalgscheide) aus der Glashaut, der äusseren und inneren Wurzelscheide, der Cuticula in- und externa und dem Haar. Letzteres hat punktförmige Dunkelheiten, dem Text nach, dunkles Pigment resp. Fettkörperchen. Toldt (Lehrbuch 1877) giebt ebenfalls einen sehr schönen Haarquerschnitt durch ein Schnurrbarthaar, an dem besonders die dunkle Färbung der Henle'schen Schicht der inneren Wurzelscheide und die scharfe Abgrenzung der inneren gegen die äussere Wurzelscheide hervorzuheben ist. Die äussere Wurzelscheide besteht bereits deutlich aus 3 Schichten, indem die innersten Zellen derselben eine sehr abgeflachte Gestalt zeigen. Da sich mein in Fig. 2 abgebildeter Querschnitt durch das Tasthaar eines Kaninchens von den Bildern der soeben citirten Autoren bedeutend unterscheidet, so soll derselbe hier kurz geschildert werden.

Was zuerst die äussere Glashaut anbetrifft (Fig. 2 ä gl) so besteht dieselbe aus einer glashellen structurlosen Substanz, die ihrem Habitus nach sich am besten mit der Substanz der Linsenkapsel des Kaninchenauges vergleichen lässt. Muskelfasern und Kerne sind in derselben nicht nachzuweisen.

Die äussere Haarbalgscheide ä h ist aus netzförmig durch-

flochtenen, meistens circulär verlaufenden dicht gedrängten Fibrillenbündeln zusammengesetzt. Ihr Gewebe hat ungefähr die Beschaffenheit der Sklera des Kaninchenauges und entbehrt ebenfalls der glatten Muskeln.

Die innere Haarbalgscheide (Fig. 2 ih) hat einen mehr schleimgewebigen Character und ist nur von spärlichen Fibrillenbündeln durchzogen. Dagegen ist sie sehr reich an Rundzellen.

Die innere Glashaut (Fig. 1 i gl) hat, abgesehen von dem Breitenunterschied, dieselbe Beschaffenheit wie die äussere Glashaut. Die äussere Wurzelscheide ä w besteht aus 3 Schichten. Zu äusserst eine Cylinderzellenlage, dann eine Riff- und Stachelzellenschicht, endlich an der Grenze gegen die innere Wurzelscheide eine einzellige, dunkle, homogene Lage, an der keine Zellgrenzen deutlich sind, in der aber von Strecke zu Strecke regelmässig Kerne eingebettet sind. Was die Cylinderzellenschicht anbetrifft, so ist schon oben erwähnt worden, dass dieselbe an den Stellen, wo das Tastorgan liegt, eine mehrfache Mächtigkeit erreicht. Im übrigen haben selbst hier die Cylinderzellen nicht alle dieselbe Färbung, einzelne zeichnen sich vielmehr immer durch ihre Resistenz gegen Carmin aus. Sie sind weit heller. Wenn es mir gelungen wäre Nerven in sie hinein zu verfolgen, so würde ich sie für identisch mit den Merkel'schen Tastzellen halten. Alle Cylinderzellen, die hellen sowohl als die dunklen, sind in ihrem äussern gegen die innere Glashaut stossenden Abschnitt fein gestrichelt; die Strichelung erstreckt sich in der Regel nur bis zum Kern, die innere jenseits des Kerns gelegene Zellenhälfte ist homogen. Die Strichelung verleiht den Cylinderzellen der äussern Wurzelscheide ganz das characteristische Aussehen, welches Pflüger von den Epithelien der Speicheldrüsengänge und Heidenhain von den Auskleidungszellen gewisser Abschnitte der Nierenkanälchen beschrieben hat[1]). Die auf die Cylinderzellenlage der äussern Wurzelscheide nach innen folgende Riff- und Stachelzellenschicht zeigt an denjenigen Stellen, wo die im § 1 erwähnte dunkle Färbung der äussern Wurzelscheide (Fig. 1 ä d p) vorhanden ist, folgendes Verhalten: die äussern Zellgrenzen lassen sich selbst an recht

1) An einem Präparate von Granuloma palpebrae, das ich schon vor Jahren geschnitten habe, zeigt die Cylinderzellenlage der äussern Wurzelscheide der menschlichen Augenwimpern eben dieselbe Strichelung ihrer äussern Hälfte.

feinen Durchschnitten nicht mehr erkennen. Sie scheinen vielmehr in eine feinfaserige Masse zusammengeflossen zu sein, welche den ganzen Raum zwischen den Kernen ausfüllt.

Die innere Wurzelscheide (Fig. 2 i w) besteht zu alleräusserst aus einem feinen strukturlosen, sich in Carmin stark färbenden Saum, auf welchen dunkle homogene, rechteckige Elemente in dreifacher Schichtung aufsitzen. Ein Zerfall in kernlose (sogenannte Henle'sche) und kernhaltige (sogenannte Huxley'sche) Bestandtheile ist nicht zu erkennen. Sie sind vielmehr sämmtlich kernlos. Nur in sofern zeigen sie geringfügige Unterschiede, als die alleräusserste Schicht niedrigwürfelförmig, die darauf folgenden an der Ringwulstseite länglich rechteckig und die innerste wiederum würfelförmig ist. Ein innerer Saum — offenbar der Durchschnitt durch die Cuticula der Wurzelscheide — schliesst letztere gegen das Haar ab. Letzteres ist in Fig. 3 besonders gezeichnet. Es besteht aus 3 Theilen, 1. dem Mark m, 2. der Rindenschicht r und 3. der Cuticula c. Zwischen Mark und Rindenschicht befindet sich ein schmaler Spalt s. Was zuerst das Mark anbetrifft, so besteht dasselbe beim Kaninchenhaar im Längsschnitt bekanntlich aus einer einfachen Reihe übereinandergelegener würfelförmiger Zellen (siehe Fig. 4 in toto isolirtes Haar vom neugeborenen Kaninchen). Der Querschnitt Fig. 3 zeigt, dass diese Zellen in der Höhe des Ringwulstes aus einer hellen sehr breiten Mittel- und einer schmalen pigmentirten Randpartie bestehen. Sie können mit der Rindenpartie des Haares nicht fest verbunden sein, da sie aus Querschnitten öfters herausfallen, doch ist der Spalt s wahrscheinlich im Leben nicht so breit, wie er sich in Fig. 3 wohl in Folge der Härtung präsentirt. Gegen den Spalt s ist das Mark mit einer scharfen Linie abgegrenzt.

Die Rinde des Tasthaares besteht beim Kaninchen am Ringwulst aus 2 Lagen, einer innern pigmentirten p i, der sogenannten Intermediärschicht, und einer äussern pigmentlosen, der eigentlichen Rinde r. An ersterer kann man wiederum 2 Abtheilungen unterscheiden. Eine central, dicht am Spalt s gelegene, in der die Pigment-Molecüle circulär gestellt und am grössten sind und eine äussere Abtheilung, in der dieselben allmählich schwächer werdend, radiär ausstrahlen. Die pigmentirte Intermediärschicht p i ist gegen den Spalt s ebenfalls mit einer scharfen Grenzlinie abgeschlossen. Die äussere pigmentlose Zone der Rindenschicht r ist

vollständig homogen und geht allmählich noch immer in die Intermediär-Partie über, die Cuticula c umgiebt als überall scharf gezeichneter Grenzcontour den ganzen Haarquerschnitt.

Die Beschaffenheit des Letzteren wechselt bekanntlich sehr je nach der Höhe, in der man schneidet Dies beruht darauf, dass das Haar selbst nicht seiner ganzen Länge nach gleichmässig gebaut ist. Am leichtesten überzeugt man sich von der Aufeinanderfolge der Unterschiede im Haarbau an einem seiner ganzen Länge nach isolirten Haar Fig. 4. Dieses Präparat entstammt einem gewöhnlichen Rückenhaar vom Kaninchen, dasselbe zeigt fast überall ein eine Zelle breites Mark m. Nur nach unten zu — vom Beginn der gegen die Richtung des Haares stets stumpfwinklig eingebogenen Wurzelpartie an — legen sich die Markzellen in mehrfacher Zahl nebeneinander. Jede Markzelle besteht bis zum Haarhals hin aus einem oberen pigmentirten und einem untern gleich grossen unpigmentirten Abschnitt. Letzterer ist fast ganz durch den hellen pigmentfrei bleibenden Zellkern gebildet. An der Wurzel des Haares haben die Markzellen noch nicht die Würfelform, sondern sind kuglig und das Pigment beschränkt sich nur auf einen mehr minder grossen Abschnitt der obern Hemisphäre. Verfolgt man das erste Auftreten des Haarpigments bei Kaninchenembryonen, so sieht man, dass ebenso, wie dies A. Würzburg von dem Augenpigment beschrieben hat, auch am Haar die Pigment-Molecüle anfangs nicht in den Zellen selbst, sondern in den Kittleisten zwischen den Mark- (und auch den Rinden-)zellen auftreten und von da aus immer nur die obere Hälfte der Markzelle infiltriren. Die erste pigmentirte Markzelle findet sich in der Haarwurzel und schreitet von da in der Weise gegen den Haarhals fort, dass allmählich die ursprünglich dort gelegenen unpigmentirt gebliebenen Elemente abgestossen und durch die im Laufe der Entwickelung nach oben gerückten pigmentirten Mark-Elemente ersetzt werden. Dieses Factum beweist, dass das Haar nur unten an seiner Haarwurzel, dagegen durchaus nicht in sich selbst wächst. Wohl aber erleiden die einzelnen Haarzellen, nachdem sie schon ein Stück von der Wurzel weggerückt sind, noch fortwährend Veränderungen in sich, wie aus folgender Erscheinung hervorgeht. Gegen den Haarhals zu nimmt die unpigmentirte Hälfte der Markzellen immer mehr an Volumen ab und verschwindet endlich ganz. Die Pigment-Massen fliessen zusammen und nehmen jetzt die zugleich dünner ge-

wordene Axe des Haares als continuirlicher schwarzer Faden ein. In der Fig. 4 erkennt man, wie der Zusammenfluss der einzelnen getrennten Pigment-Partien zu einem continuirlichen Pigment-Axenfaden zu Stande kommt. An der Uebergangsstelle ist noch deutlich die Zusammensetzung aus einzelnen getrennten Zellpartien an dem Rosenkranz ähnlichen Aussehen des Axenfadens ersichtlich.

Nach aussen wird das Mark in der ganzen Peripherie des Haares von der an dem Totalbild Fig. 4 schwach längsgefasert erscheinenden Rindenzone r z umgeben. Dieselbe ist an der Haarwurzel am stärksten ausgebildet und auch hier am deutlichsten pigmentirt. Am Haarhals lagert sich zwischen dem axialen Pigmentfaden und der dunklen Rindenschicht r z eine helle Zwischenmasse z w ein. Nach aussen auf die Rindenschicht r z erfolgt die Anlage der Cuticula c. Dieselbe besteht an der Haarwurzel aus hellglänzenden kernlosen halbkugelförmigen Schüppchen, welche nach oben zu an Isolations-Präparaten Fig. 4 ihren runden Contour verändern und dafür wie dem Haar aufgesetzte kleine Haken erschienen. Dicht vor dem Haarhals bei x treten dieselben an dem in Fig. 4 vorliegenden Präparat wieder etwas enger zusammen um am Haarhals in eine breite hellglänzende Masse überzugehen, die sich jenseits des Haarhalses unmittelbar in die Hornschicht der Epidermis fortsetzt. Vorher schwillt sie noch an der concaven Seite des Haares (am Punkt b) zu einer glänzenden kugligen Masse, der Anlage der Talgdrüse an. Letztere ist mithin nicht ein Produkt des Rete Malpighii, sondern der Hornschicht.

Dies zu zeigen soll die Aufgabe des folgenden Paragraphen sein.

3) Ueber das Verhältniss der Talgdrüse des Haares zu den Straten der Epidermis.

Gewöhnlich wird angegeben, dass die Talgdrüse des Haares dem Rete Malpighii entstamme. So sagt Kölliker (Handbuch der Gewebelehre des Menschen Leipzig 1867) S. 150: „die Talgdrüsen entwickeln sich als Wucherungen der äussern Wurzelscheide der Haarbälge zwischen dem 4. und 5. Fötalmonate. Die Anfangs warzenförmigen Auswüchse gestalten sich nach und nach zu birn- und flaschenförmigen Gebilden, in welchen eine Höhle dadurch entsteht, dass die innersten Zellen eine physiologische Fettmetamorphose erleiden. Ebenso Biesiadecki (Stricker's Gewebelehre Leipzig 1871, S. 597) und Frey (Handbuch der Histologie, Leipzig

1876. S. 662). Krause (Anatomie, Hannover 1876 S. 112) und Toldt (Gewebelehre, Stuttgart 1877). Nach dieser Vorstellung über die Entstehung der Talgdrüse wird auch die anatomische Schilderung des fertigen Baues derselben eingerichtet. Uebereinstimmend wird angegeben, dass sie aus einer dünnen Membrana propria, einem einschichtigen Beleg von Matrix-Elementen und einer mehrfachen Lage von Secretionszellen besteht. Nur Kölliker l. c. unterscheidet noch eine innerste Lage.

Ich habe nun gefunden, dass die Entwickelungsgeschichte der Talgdrüsen von Kölliker zwar richtig beschrieben, aber insofern falsch aufgefasst ist, als der die Talgdrüsen Anlage bezeichnende warzenförmige Vorsprung auf der Aussenfläche des Haares nicht der äussern, sondern der innern Wurzelscheide seine Entstehung verdankt. Erstere ist sogar an der betreffenden Stelle bis auf eine einzige Zellenlage atrophirt.

Fig. 5 soll zeigen, was in dieser Beziehung Längsschnitte durch embryonale Kaninchen-Haare ergeben. Wenn man die Epidermis von der Oeffnung der Haartasche ausgehend bis zu derjenigen Stelle verfolgt, wo die Talgdrüse ihren Anfang nimmt, so findet man dieselbe bis dicht an letztere heran noch aus allen ihren Schichten bestehen. Zu unterst liegt an der Grenze gegen das Bindegewebe ein schön entwickeltes Cylinder-Epithel. Darauf sind mehrere Lagen von Riff- und Stachelzellen aufgesetzt. Die Hornschicht zeichnet sich durch ein deutlich entwickeltes Stratum Langerhansii aus. Am Halse der Talgdrüse hören die Riff- und Stachelzellen auf. Von der ganzen Malpighiischen Schleimschicht der Oberhaut bleibt nur die Cylinderzellenlage erhalten. Auch diese flacht sich zu jenem niedrigen einschichtigen Zellenbeleg ab, welcher die Talgdrüse nach aussen gegen das Bindegewebe hin umgiebt und der bisher immer fälschlicher Weise als Matrix der eigentlichen secernirenden Zellen der Talgdrüse betrachtet wurde. Die Zellen des Hornstratum dagegen erleiden beim Uebergang in die Talgdrüse eine Aufhellung, die mit einer Aufblähung des ganzen Zellkörpers verbunden ist. Ihr Leib geht schon im Moment der Talgdrüsen-Anlage jenen Process ein, dessen Endresultat die Abscheidung von Fettpartikelchen auf die Aussenfläche der Haut und des Haares ist. Nach unten von der Talgdrüse treten sofort wieder sämmtliche Schichten der Epidermis in die Erscheinung. Die den Cylinderzellen entsprechende einzellige Aussenschicht der

Talgdrüse geht wieder in die typische Cylinderform über. Zwischen Hornschicht und Cylinderzellen lagert sich von Neuem die Riff- und Stachelzellenlage des rete Malpighii ein. Zugleich vollzieht sich die Trennung in innere und äussere Wurzelscheide, von denen erstere vom untern Rande der Talgdrüse spornartig gegen die Mündung derselben vorspringt. Da die Talgdrüse mit ihren eigentlichen secernirenden Elementen nicht dem rete Malpighii entstammt, so kann die bisherige Annahme, dass die äussere Lage von platten Zellen an den Talgdrüsen die Matrix und die Vorläuferin der mit Fett gefüllten eigentlichen secernirenden Talgdrüsen-Elemente sei, nicht fernerhin Anspruch auf Richtigkeit machen. Die Unhaltbarkeit dieser Lehre geht schon aus der Thatsache hervor, dass sich nie eine Spur von einer Uebergangsform zwischen der äussern Lage platter Elemente und den innern Fett secernirenden Zellen nachweisen lässt. Man muss sich letztere vielmehr aus einer Metamorphose der untersten Zellen des Hornstratums hervorgegangen denken, also entweder, indem man die Langerhans'sche Schicht hierfür in Anspruch nimmt, oder, was mir noch wahrscheinlicher erscheint, indem man das Stratum lucidum Oehls als Matrix der Talgdrüsenelemente betrachtet. In der That lassen sich auch alle Uebergangsstufen von diesen zu jenen Zellen nachweisen. Der Vorgang der Abstossung der Talgdrüsen-Epithelien kann ungefähr folgendermassen gedacht werden: Wenn beim Wachsthum der Epidermis eine Vermehrung der Talgdrüsen-Elemente in loco in der Talgdrüse selbst stattfindet, so können dieselben in dem engen Raum, der durch die Talgdrüsen-Membran nach aussen, durch die innere und äussere Wurzelscheide nach unten begrenzt ist, nicht verbleiben, sondern die ältesten Elemente müssen entfernt werden. Die ältesten Elemente sind nun unzweifelhaft die innersten und untersten Zellen. Diese rücken längs des von unten vorspringenden Dornes der innern Wurzelscheide in die Höhe und bilden, indem sie sich zusammenballen, einen kleinen kugligen Haufen zu Grunde gegangener verfetteter Elemente, der sich an der oberen Spitze des spornartigen Vorsprunges der innern Wurzelscheide ansammeln muss und, indem der Wachsthumsprozess immer weiter und weiter geht, schliesslich so aus dem Talgdrüsen-Innern herausgepresst wird, dass derselbe zwischen Haar und Hornschicht der Epidermis aus dem Halse der Haartasche hervortritt.

Das Gesagte lässt sich dahin resumiren, dass die Talgdrüse,

abgesehen von ihrer bindegewebigen Membrana propria, aus 2 Zellschichten verschiedenen Ursprungs besteht. Die äusserste Lage niedriger, kernhaltiger platter Epithelien entspricht genetisch der Cylinderzellenlage der Epidermis und ist nicht als Matrix der eigentlichen secernirenden Drüsenelemente aufzufassen. Letztere sind eine Fortsetzung der untersten Lagen der Hornschicht. Die Riff- und Stachelzellenschicht des rete Malpighii geht nicht in die Talgdrüse selbst hinein, sondern hört oberhalb derselben stumpf abfallend auf. Der Wachsthumspol der Talgdrüse ist am oberen Ende derselben, da, wo sich die secernirenden Talgzellen in die Hornschicht der Epidermis fortsetzen, gelegen.

4) Ueber das Verhalten der Wurzelscheiden und der Haarbalgscheiden am untern Ende des Haares.

Früher hat man allgemein angegeben, dass am untern Ende des Haares eine uniforme Masse von Rundzellen gelegen sei, aus der sich nach oben die einzelnen Strata des Haares und seiner Wurzelscheiden entwickeln. Erst Unna (Dieses Archiv Bd. XII) war es vorbehalten zu zeigen, dass dem nicht so sei, dass vielmehr am untern Ende des Haarbalges einzelne ganz charakteristische Formveränderungen vor sich gehen. Die Unna'schen Angaben beziehen sich namentlich auf eine eigenthümliche Farbendifferenz, den sogenannten rothen Mantel, die die Zellen der Huxley'schen Schicht der innern Haarwurzelscheide erleiden. Ich bin vielfach in der Lage gewesen die Unna'schen Angaben bestätigen zu können. In andern Fällen habe ich aber nicht vermocht die sich thatsächlich darbietenden Endigungen der einzelnen Schichten des Haares und seiner Wurzelscheiden auf das Unna'sche Schema zurückzuführen. Es scheint das Kaninchen, an dem ich ausschliesslich gearbeitet habe, ein je nach der Wachsthumsperiode, in der das Haar sich gerade befindet, sehr verschiedenes Verhalten der untersten Zellen seiner Haarbälge zu besitzen. Einen Fall, den ich öfters wiederkehren sah, will ich hier beschreiben und durch Fig. 6 illustriren.

Es handelt sich um ein seiner vollen Länge nach ziemlich gut axial getroffenes Tasthaar eines neugeborenen Kaninchens. Dasselbe zeigte den von Unna l. c. beschriebenen und in Fig. 14 dieses Autors abgebildeten faserigen Zerfall der Haarwurzel.

Dicht vor der in meinem Fall Fig. 6 fein ausgezogenen und

dem Haare selbst stumpfwinklig aufsitzenden Papille ging das Mark m und die Rindenschicht r z des Haares in eine homogene, dunkle fein-längsstreifige Masse f l m über. Der Uebergang erfolgte sehr schroff und war, wie dies auch Unna Fig. 14 zeichnet, mit einem plötzlichen Dunklerwerden des Haares verbunden. Da, wo die feinstreifige Masse anfing, waren noch beide Schichten der innern Wurzelscheide i w erhalten. Etwas tiefer endete die Huxley'sche Schicht (Hux. s) plötzlich und auch die Henle'sche Schicht (He. s) reducirte sich auf einen dünnen Saum, der noch bis zum Anfang der Papille herunterreichte. Der durch das Verschwinden der beiden Lagen der innern Wurzelscheide neu gewonnene Raum wurde dadurch ausgefüllt, dass sich das fein längsstreifig beschaffene Haar seitlich verbreiterte und mit einer ebenfalls längsgestreiften aber sehr dunklen Masse bis dicht an die äussere Wurzelscheide ä w herantrat. Letztere reicht, sich allmählich verschmälernd, bis an die höchste Convexität der Papille und hörte hier zugespitzt auf. An der Oberfläche der Papille verschwand schon etwas vor dem Ende der äussern Wurzelscheide das fein längsstreifige Wesen des Haares und ging in eine uniforme Masse rundlicher Zellen über, die nach aussen durch einen Contour abgeschlossen wurde, der sich nach oben hin deutlich in eine Grenzlage zwischen äusserer und innerer Wurzelscheide fortsetzte, und in der offenbar jene eine Zelle hohe homogene, mit Kernen besetzte Lage zu suchen ist, die in Fig. 2 die äussere gegen die innere Wurzelscheide abschliesst.

Einen andern Fall von Endigung der Wurzelscheiden stellt Fig. 7 dar. Auch hier ist das von Unna gegebene Schema nicht ganz erfüllt, jedenfalls aber nähert sich die Fig. 7 bedeutend mehr den Unna'schen Angaben als die Fig. 6. Die äussere Wurzelscheide ä w hört wiederum zugespitzt auf der Höhe der Convexität der Papille auf. Letztere sitzt in diesem Fall in der graden Verlängerung des Haares. Die Henle'sche Schicht der innern Wurzelscheide hört da auf, wo das Haar in die Papille übergeht. Nur ein geringes tiefer endet auch die Huxley'sche Schicht (Hux. S) Auf eine Strecke stösst mithin letztere direkt an die äussere Wurzelscheide.

In unsrer Fig. 7 ist noch der Uebergang der Haarbalgscheiden in die Papille von Interesse. Die äussere Haarbalgscheide ä h setzt sich deutlich in eine bindegewebige Spitze b s fort, welche

als axialer dunkler Faden die Mitte der Papille durchzieht und bis dicht an den Beginn der epithelialen Haarwurzelzellen, die noch in Fig. 7 einfach rundlich sind, heranreicht. Dieser bindegewebige spitze Fortsatz b s ist in meinem Falle Fig. 7 noch deutlicher wie in Unna's Fig. 17 eine Fortsetzung der äussern Haarbalgscheide. Die innere Haarbalgscheide i h verliert am Beginn der Papille die Gefässe des cavernösen Körpers c c, welche spitz endigen. Sie setzt sich zu beiden Seiten des bindegewebigen Axialfadens b s unmittelbar in das lockere Gewebe der Haarpapille fort.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt eines Tasthaars aus einer Kaninchen-Schnauze. Schieck. ocl. 0. Obj. 7. et.

n Nerv.
i h innere Haarbalgscheide.
c c corpus cavernosum.
ae w äussere Haarwurzelscheide.
i w innere " "
R Ringwulst.
g Glashaut.
ä d p äussere dunklere Partie } der äusseren Wurzelscheide in der
i h p innere hellere Partie } Gegend des Nervenringes.
s t'h secundäre Tasthäärchen.
R s Ringsinus.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Tasthaar der Kaninchenschnauze in der Höhe des Ringwulstes. Schieck ocl. 0. Obj. 7. et.

c c corpus cavernosum.
s c Subcutan-Gewebe.
R Ringwulst.
ae w äussere Wurzelscheide.
i w innere Wurzelscheide.
h Haar.
ä h äussere Haarbalgscheide.
ae gl äussere Glashaut.
i gl innere Glashaut.
i h innere Haarbalgscheide.
i L Interstitialer Gewebsspalt zwischen der äussern Glashaut ae gl und der serösen Grenzschicht gr des Subcutan-Gewebes.
n Durchschnitt durch die Nervenstämme des Ringwulstes.

Fig. 3. Querschnitt durch das eigentliche Haar der vorigen Figur stärker vergrössert. Schieck ocl. 0. Obj. 9. a. c. et.

m Mark des Haares.

s Spalt zwischen dem Marke m und der pigmentirten Intermediärpartie p i der Rindenzone r.

c Durchschnitt durch die Haar-Cuticula.

Fig. 4. Ein in toto isolirtes embryonales Kaninchen-Haar vom Rücken. Schieck ocl. O. Obj. 7. et.

r z Rindenschicht.

c Cuticula.

m Mark.

x Punkt dicht unter dem Haarhals h h, an dem die Cuticulazellen enger zusammentreten.

Z w Intermediär-Zone des Haarhalses zwischen der Rindenschicht r Z und dem axialen Pigmentfaden h b.

b Anlage der Talgdrüse.

a Beginn einer deutlichen Sonderung der Epidermis in Hornschicht und Malpighi'sche Schicht.

Fig. 5. Querschnitt durch den Haarhals vom Kaninchen (Embryo vom 20. Tage) Schieck ocl. O. Obj. 7. a. t.

Die Figur ist bestimmt zu zeigen, dass die eigentlichen secernirenden Elemente der Talgdrüse der Hornschicht der Epidermis entsprechen, nicht aber dem rete Malpighii.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein Tasthaar von Neugeborenen, um die Endigung der einzelnen Schichten der Wurzelscheiden zu zeigen.

Sch. ocl. O. Obj. 7. et.

i w innere } Wurzelscheide.
ae w äussere }

He. s Henle'sche Schicht.

Hux. s Huxley'sche Schicht.

r z Rindenschicht.

f l M fein längsstreifige Masse.

m Mark des Haares.

c c Gefässe des cavernösen Körpers..

Fig. 7. Ein anderes Haar von demselben Thiere wie Fig. 6 bei derselben Vergrösserung. Buchstaben wie Eig. 6.

Hux. S Stelle, an der die Huxley'sche Schicht der innern Wurzelscheide nach dem Aufhören der Henle'schen Schicht direct an die äussere Wurzelscheide stösst.

i h innere Haarbalgscheide.

ä h äussere „

b s bindegewebiger Axialfaden der Papille als Fortsetzung der äussern Haarbalgscheide.

Ueber eine eingenthümliche Schleifenbildung der Blutgefässe im Gehirn und Rückenmark der Saurier.

Von

Dr. Jos. Schöbl in Prag.

(Hierzu Tafel IV, Fig. 1 u. 2.)

Ein höchst eigenthümliches Verhalten der Blutgefässe im Centralnervensystem der Eidechsen war mir bereits vor mehr als zehn Jahren bekannt.

Als ich damals die Wundernetze längs der Schwanzwirbelsäule bei diesen Thieren untersuchte, war es mir schon aufgefallen, dass im Rückenmark Arterien und Venen einander bis in die feinsten Ramificationen begleiten ohne schliesslich ein Capillarnetz zu bilden, sondern schleifenfömig in einander umbiegen.

Im Jahre 1868 habe ich dieses eigenthümliche Verhalten der Blutgefässe, insofern es das Rückenmark der Schwanzwirbelsäule bei Lacerta viridis betraf, in der von mir verfassten und vom Verein der böhmischen Aerzte bei Gelegenheit des Parkinjejubiläums herausgegebenen Monographie „Retia mirabilia circumvertebralia quorumdam sauriorum qui magna caudae fragilitate praediti sunt“ in den hierzu gehörigen drei Tafeln wenn auch in Miniatur abgebildet, und hiervon auch in der Erklärung derselben mit den Worten „In foramine vertebrali invenimus medullam spinalem caudalem plexu copioso venoso cinctam, cum vasis suis pervagatam, quarum ambo arteriaque venaque sese vicissim fidelissime concomitantur“ Erwähnung gethan.

Dieses höchst eigenthümliche Verhalten der Blutgefässe im Gehirn und Rückenmark der Saurier besteht im wesentlichen darin, dass jede einzelne Arterie von einer entsprechenden Vene bis in die allerfeinsten Verzweigungen ausnahmslos und ohne die geringste Deviation begleitet wird; und nachdem sie capillare Feinheit erreicht hat, sich in kein Capillarnetz auflöst, sondern dass jedes capil-

lare Zweigchen schlingen- oder schleifenförmig in das entsprechende venöse Stämmchen umbiegt.

Auf diese Weise bildet jede Arterie mit ihrer entsprechenden Vene ein complicirtes vielfachdichotomisch baumförmig verästeltes, ungemein zierliches Schleifensystem; und das Stromgebiet einer jeden Arterie, ja eines jeden Arterienzweigchens, bildet mit der entsprechenden Vene oder dem entsprechenden Venenzweigchen ein in sich abgeschlossenes völlig isolirtes Ganze, welches nirgends, weder durch ein Capillarnetz noch durch eine Anastomose, mit einem benachbarten Zweigchen communizirt.

Ein ähnliches Verhalten der Blutgefässe ist mir in keinem anderen Organe irgend eines anderen Wirbelthieres bekannt. Da sonst bekanntlich stets zwischen den feinsten Arterien- und Venenzweigchen ein Capillargefässnetz von verschiedener Form und Weite der Maschen interpolirt zu sein pflegt, und nur in den kleinsten papillären Vorsprüngen Capillarschlingen vorzukommen pflegen, welche jedoch, sobald die Papille einigermassen grössere Dimensionen besitzt, sich nie in der von mir oben angegebenen Weise dichotom verzweigen und ein Schleifensystem bilden, sondern alsdann ein Capillarnetz formiren, wie z. B. in den Papillen des Zahnfleisches, den Darmzotten etc.

In sämmtliche Hirnabtheilungen der Eidechse dringen die Blutgefässstämme von der pia mater aus längs der ganzen Oberfläche in bestimmten Zwischenräumen ein, nehmen einen centripetalen Verlauf in der Richtung gegen die Ventrikel zu, verästeln sich beständig dichotomisch und enden mit den bereits oben erwähnten Capillarschleifen, ohne auch nur an einer einzigen Stelle eine Andeutung eines Capillarnetzes oder eine Anastomose zu bilden.

Im Tractus olfactorius sind die Gefässstämmchen wegen des geringen Durchmessers desselben begreiflicherweise sehr klein, so dass dieselben nur von einigen wenig verästelten Capillarschleifen durchsetzt erscheinen.

Im Vorderhirn (Hemisphaerae) erreicht die baumförmige Verästelung der Blutgefässe ihre grösste Entwickelung. Namentlich von oben und seitlich dringen einzelne mächtige Blutgefässstämmchen in dasselbe ein und bilden, gegen die Ventrikel zu strebend, die mächtigsten und komplicirtesten Schleifensysteme. In die unteren dünnen Wandungen der Ventrikel dringen selbstverständlich nur sehr

schwache Gefässstämmchen und haben daselbst eben nur einen sehr kurzen Verlauf.

Im Mittelhirn (Lobi optici) tritt eine viel grössere Anzahl von kleineren Blutgefässstämmchen in dasselbe ein, und ihr Verlauf ist anfangs ein mehr gradliniger, zu einander paralleler, concentrisch gegen den Ventrikel gerichtet, seitlich Aeste von Capillarschleifen abgebend und endlich sich in Capillarschleifen auflösend. Hierdurch wird die Physiognomie des Gesammtbildes wesentlich verändert, weil die complizirten baumförmig verästelten Stämmchen nicht vorkommen, im Ganzen jedoch ist das Princip dasselbe. In der Gegend des Ursprunges der optischen Nerven dringen von beiden Seiten der Lobi optici gleichfalls Blutgefässstämmchen in die beiderseitigen Tractus optici ein und bilden daselbst gleichfalls eine Kreuzung, indem die von der rechten Seite der Lobi optici kommenden Blutgefässstämmchen in den linken Tractus opticus eindringen, daselbst sparsame Capillarschleifen bildend, und umgekehrt. In die Hypophysis cerebri treten gleichfalls einige sehr schwache Blutgefässstämmchen ein, daselbst sparsame Capillarschleifen bildend. Im kleinen Gehirn (Cerebellum) dringen die Blutgefässe beiderseits von unten und aussen ins Innere ein, dort, wo das Kleinhirn mit dem verlängerten Marke zusammenhängt und dringen divergirend und sich baumförmig verästelnd gegen den freien convexen Rand desselben, um daselbst mit den oft erwähnten Capillarschlingen zu enden.

In der Medulla oblongata dringen die Blutgefässe hauptsächlich von unten und seitlich ein und nehmen einen centripetalen, bogenförmig gegen den Sinus medullae oblongatae gerichteten Verlauf gleichfalls mit Capillarschlingen endend.

Im Rückenmarke ist der Verlauf der Blutgefässe ein etwas abweichender.

In den obersten Partien desselben, nahe der Medulla oblongata, treten noch immer einzelne, wenn auch sehr schwache Stämmchen längs der ganzen Oberfläche centripetal verlaufend in dasselbe ein, während die meisten und stärksten Stämmchen im Sulcus longitudinalis inferior eindringen, centrifugal gegen die erst erwähnten verlaufend und gleichfalls in Capillarschleifen endigend, ohne an irgend einer Stelle mit den erstgenannten, sei es durch Netze oder durch Anastomosen, zu kommuniziren.

Im weiteren Verlaufe des Rückenmarkes werden die von der Peripherie eindringenden Stämmchen stets seltener und seltener, bis endlich sämmtliche Blutgefässstämme ausschliesslich nur durch den Sulcus longitudinalis inferior in dasselbe eindringen, centripetal und sich stets baumförmig verästelnd gegen die Peripherie verlaufen und mit den oft erwähnten Capillarschleifen enden, gleichfalls ohne an irgend einer Stelle, sei es durch Capillarnetze oder Anastomosen, zu communiziren.

Nachdem ich dieses interessante Verhalten der Blutgefässe im Gehirn und Rückenmark bei der Gattung Lacerta beobachtet habe, unterliess ich nicht auch andere Saurier, deren ich im frischen Zustande habhaft werden konnte, in dieser Hinsicht zu untersuchen.

Ich untersuchte injicirte Gehirne von Anguis fragilis aus der Familie der Scincoidea und von Pseudopus Pallasii aus der Familie der Chalcidea und fand bei beiden im Grossen und Ganzen genau dasselbe Verhalten der Blutgefässe.

Bei Anguis sind die Blutgefässe im Gehirn und Rückenmark viel sparsamer und die Verästelung derselben eine viel einfachere als bei Lacerta, während umgekehrt bei Pseudopus dieselben viel zahlreicher sind und die Verästlung derselben eine um Vieles complizirtere ist, in allem Uebrigen jedoch verhalten sie sich ganz genau so wie bei der Eidechse.

Aus der Familie der Pachyglossa untersuchte ich Stellio cyanogaster, aus der Familie der Ascalabota Platydactylus fascicularis, jedoch leider nur Spiritusexemplare ohne Injection, konnte indessen gleichfalls ein ähnliches Verhalten der Blutgefässe im Gehirn und Rückenmark nachweisen.

Da ich somit ausser der kleinen Gruppe der Amphisbaenoiden, von deren keiner einzigen Species ich begreiflicherweise ein hinreichend frisches Exemplar erlangen konnte, Vertreter aus fast sämmtlichen Familien der Saurier in dieser Hinsicht untersucht habe, so kann ich wohl den berechtigten Schluss ziehen, dass das von mir oben beschriebene höchst eigenthümliche Verhalten der Blutgefässe im Gehirn und Rückenmark so ziemlich für sämmtliche Saurier Geltung haben dürfte mit alleiniger Ausnahme der Chamaeleoniden die auch in anderer Hinsicht so viel Abweichendes darbieten und von denen ich von Chamaeleo vulgaris auch injicirte Gehirne untersuchte, ohne jedoch von der von mir beschriebenen Schleifenbildung eine Spur aufzufinden; vielmehr fand ich

überall grobmaschige Capillarnetze, wie sie bei den Schlangen vorkommen.

Von den den Sauriern am nächsten verwandten Ophidiern habe ich injicirte Gehirne von Tropidonotus, Coronella, Elaphis und Pelias untersucht, aber nirgends eine ähnliche Schleifenbildung, sondern stets grobmaschige Capillarnetze vorgefunden.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV.

(Bemerkung: Die linke Hälfte der Figuren ist genau symmetrisch zu der rechten gezeichnet, weil nur ganz unwesentliche Abweichungen im Verlaufe der Gefässe vorhanden sind.)

Fig. 1. Stellt dar einen senkrechten Schnitt durch die Mitte des Vorderhirns von Lacerta viridis und zeigt den Verlauf der Blutgefässe; die Arterien sind roth, die Venen blau dargestellt.
In den Ventrikeln sind die Plexus chorioidei sichtbar und im Untergrunde ist die Struktur des Hirns mit schwarzer Punktirung angedeutet.

Fig. 2. Stellt dar einen senkrechten Schnitt durch das Rückenmark von Lacerta viridis aus der Halsgegend und zeigt die vom Sulcus longitudinalis inferior aus eindringenden Blutgefässe. Die Struktur des Markes selbst ist gleichfalls durch schwarze Schraffirung des Untergrundes angedeutet.

Zur Kenntniss der Nerven der Ureteren.

Von

Stud. Alexander Dogiel.

(Hierzu Tafel IV, Fig. 3 und 4.)

Engelmann[1]) zieht aus dem histologischen Bau der Ureteren den Schluss, „dass die peristaltische und antiperistaltische Bewegung der Ureteren ohne Mitwirkung von Ganglienzellen zu Stande

1) Pflügers Archiv. Bd. II. Heft 4 u. 5. p. 243.

kommen kann." In derselben Arbeit [1]) heisst es weiter: „Das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Bewegung kommt dadurch zu Stande, dass die Erregung ohne Vermittelung von Ganglienzellen und Nervenfasern direct von Muskelzelle auf Muskelzelle fortgepflanzt wird".

In der Absicht die Angaben von Engelmann zu prüfen, untersuchte ich die Nerven der Ureteren; ich benutzte hauptsächlich die Ureteren des Hundes und der Ratte, aber auch anderer Thiere (Taube, Schildkröte). Was die Methode anlangt, so benuzte ich Osmiumsäure ($^1/_2$%) Picrocarmin, Essigsäure ($^1/_2$%) und Chlorgold ($^1/_4$%), das in einem Gemenge von Amylalcohol und Ameisensäure reducirt wurde. Nachdem das eine oder das andere Reagens eingewirkt hatte, entfernte ich die adventitia der Ureteren mitsammt dem umgebenden Bindegewebe und untersuchte das zerzupfte Material unter dem Microscop. Bei grossen Hunden sind die Ureteren 18—24 cm lang, bei mittelgrossen Hunden 12$^1/_2$—17; bei Ratten 4—5 cm vom hilus renum beginnend.

Meine Untersuchungen haben nun gezeigt, dass die Ganglien nicht nur am untern Theile der Ureteren liegen, wie Engelmann behauptet, sondern auch am oberen. Bei grossen Hunden fand ich Ganglien in einer Entfernung von 5$^1/_2$—7 cm vom hilus renum, bei mittelgrossen Hunden waren die Ganglien 4—5—6 cm vom hilus entfernt, manchmal lagen sie etwas höher, manchmal etwas weiter unten.

Die Ganglien bestehen aus 3—4 Gruppen von Nervenzellen; letztere sind oval oder birnförmig, besitzen ein körniges Protoplasma mit einem, zwei oder drei (bei Schildkröten) runden Kernen mit Kernkörperchen; manchmal findet man Ganglienzellen, an denen Theilungserscheinungen zu beobachten sind, wie z. B. bei der Schildkröte. Die erwähnten Ganglien besitzen eine unregelmässig ausgezogene oder rundliche Form, die grössten Ganglien bestehen aus 100—200 Zellen, die kleineren aus 20, 30 und 50 Nervenzellen. Ausser den 3—4 grösseren Ganglien gibt es manchmal mehrere kleine Gruppen, die aus wenigen Nervenzellen bestehen, oder man findet vereinzelte Nervenzellen, die in den Verlauf von Nervenstämmchen eingeflochten sind oder letzteren anliegen. Zu jedem Ganglion treten ziemlich dicke Nervenstämmchen (Fig. II), die das Ganglion

1) Pflüger's Archiv. Bd. II. Hft. 4 und 5. p. 274.

durchflechten und umgeben, während die bindegewebige Scheide der Nervenstämme in die Kapsel des Ganglion übergeht. (Fig. I a und b.) Zu dem grössten Ganglion treten 3—4 Nervenstämmchen, zu den kleineren 1—2 Stämmchen. Im letzteren Falle erscheinen die kleinen Ganglien eingestreut in den Verlauf eines Nervenstämmchens. Bei der Ratte fand ich $^1/_2$—1 cm vom hilus renum entfernt, 2—3 Ganglien, die aus 4—6 Nervenzellen bestanden und in ein Nervenstämmchen eingeflochten waren (Fig. I). Ausserdem findet man zerstreute Nervenzellen (Fig. a a′ a″). An dem Ureter einer Ratte zählte ich in einem Nervenstämmchen 17 Nervenzellen, wovon 9 in zwei Ganglien vertheilt waren zu 3—6 Zellen in einem Ganglion, die übrigen lagen zerstreut an den Nervenfasern des Stämmchen. An den übrigen Partien des Ureter, abgesehen von der ganz untersten, fand ich keine Nervenzellen. Bei Tauben, deren Ureteren 4—5 cm messen, gibt es Ganglien in einer Entfernung von $^1/_2$—1 cm von der Niere, und fast die ganze Länge der Ureteren ist mit Ganglienzellen versorgt; dasselbe gilt von den Ureteren der Schildkröte.

Bei allen erwähnten Thieren liegen die Ganglien in dem lockeren fetthaltigen Bindegewebe und sind daher nicht leicht zu finden.

Angesichts der von mir beigebrachten Thatsachen scheint mir der Eingangs erwähnte Ausspruch Engelmanns sehr gewagt; die anatomischen Thatsachen sprechen im Gegentheil zu Gunsten einer Betheiligung des Nervensystems an der Peristaltik der Ureteren.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. I. Ganglion aus dem Ureter der Ratte; a a′ a″ zerstreute Nervenzellen; b. Gruppe von Nervenzellen. — Chlorgold. — Hartnack, Ocular 3, System 8.

Fig. II. Ganglion aus dem Ureter eines Hundes. a. Bindegewebige Scheide des Nervenstämmchens. a′ b. Bindegewebige Kapsel des Ganglion. c. Nervenzelle. — Picrocarmin. — Hartnack, Ocular 3, System 5.

Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei.

Von

Dr. **J. Disse,**

Assistent am anatomischen Institut zu Strassburg.

Hierzu Tafel V.

Ungeachtet der Reihe von Untersuchungen, die über die Bildung der Keimblätter in den letzten Jahren angestellt sind, besteht eine solche Reihe von divergirenden Ansichten, dass der Vorgang einer erneuten Untersuchung bedarf. Es bleibt hauptsächlich die Frage zu lösen: „Bilden die Zellen des Keimes allein das mittlere Keimblatt, oder betheiligen sich an dessen Bildung noch Elemente, die aus dem weissen Dotter, oder vom Boden der Keimhöhle her in den Keim während der Bebrütung einwandern? Wenn letzteres der Fall ist, wie sind die einzelnen Phasen der Mesoblastbildung? Wenn aber eine Betheiligung eingewanderter Elemente nicht nachzuweisen ist, aus welcher der ursprünglichen Schichten des unbebrüteten Keims geht das mittlere Keimblatt hervor?

In der neuesten Zeit hat nur Kölliker (3) eine active Betheiligung eingewanderter Elemente an der Bildung des mittleren Keimblatts in Abrede gestellt; Peremeschko (4) und Oellacher (5) ziehen als alleinige Mesoblastbildner die grobkörnigen Kugeln heran, die sich in der Keimhöhle und unter dem Rande der Keimscheibe finden, His (1) lässt die Anlage der Muskeln von Keimzellen, die des Blutes und der Bindesubstanzen vom weissen Dotter abstammen, Balfour (6) lässt Keimzellen und körnige Kugeln, die er Bildungszellen nennt, zur Bildung des Mesoblasten zusammentreten, A. Goette (7) endlich leitet den Mesoblasten zwar von den Zellen der unteren Keimschichte ab, lässt aber das Blut von den metamorphosirten Körnerkugeln gebildet werden.

Ueber Natur und Abstammung der fraglichen Körnerkugeln findet sich nur bei Goette eine detaillirt ausgesprochene Ansicht; er hält sie für Zellen, gebildet als Producte einer secundären Fur-

chung am Boden der Keimhöhle und bildet diesen Vorgang genau ab. Oellacher hält diese Gebilde für grosse Furchungskugeln, Kölliker ist derselben Ansicht, Peremeschko spricht sich gar nicht über die Bedeutung dieser Elemente aus.

Wir werden, um die gestellten Fragen zu lösen, zuerst die Einwirkung der Untersuchungsmethode auf das Ei besprechen; an der Hand der dabei gewonnenen Anschauungen verfolgen wir die Vorgänge bei der Bebrütung bis zur Bildung des mittleren Keimblattes, und vergleichen gelegentlich unsere Resultate mit denen der früheren Beobachter. Zum Schluss lassen wir, soweit es noch nothwendig erscheint, eine eingehendere Besprechung der Litteratur folgen.

Untersuchungsmethoden.

Wer Keimblattbildung studiren will, muss dies an Durchschnitten thun; und Durchschnitte sind ohne Härtung nicht herzustellen. Bis in die jüngste Zeit ist nun stillschweigend vorausgesetzt worden, dass die Erhärtung z. B. in dünnen Lösungen von Chromsäure oder Osmium den Keim des Hühnereis so gut wie gar nicht ändere. Die Durchschnitte gehärteter Keime werden überall als dem normalen Verhalten entsprechend verwerthet, und an die Möglichkeit, dass sie auch Kunstproducte zeigen könnten, hat lange Zeit hindurch Niemand gedacht. Auch legte man wenig Werth darauf, ob der Keim isolirt, oder ob er in Verbindung mit seinem Nahrungsdotter gehärtet werde; auch setzte man wohl den Keim vor der Härtung noch andern Eingriffen aus. So giebt His (1, S. 180) an, den Keim durch Umschneiden isolirt, durch Abspülen mit Jodserum vom anhängenden Dotter befreit, und dann erst erhärtet zu haben.

Neuerdings hat His (2) das gebräuchlichste Erhärtungsmittel, die Chromsäure, die Kölliker (3, S. 103) der Osmiumsäure entschieden vorzieht, für sehr unzuverlässig erklärt. Er giebt an, auf Zusatz einer $^1/_2$ % Chromsäurelösung zu weissem Dotter rapiden Zerfall der Elemente desselben gesehen zu haben, und erklärt, gestützt auf diese Beobachtung, den Keimhöhlenboden des gehärteten Eies für einen „Trümmerhaufen“.

Es ist also wohl die Frage zu discutiren: „Dürfen wir überhaupt Hühnereier behufs der Untersuchung in Chromsäure härten, wenn wir der Wirklichkeit entsprechende Bilder gewinnen wollen?

Die Antwort ergiebt sich, wenn wir die Einwirkung betrachten, die eine jede Härtung auf den Dotter im Ganzen ausübt, und dann untersuchen, ob sie die Elemente des Dotters irgendwie verändert.

Der Dotter des Hühnereis, auf das es uns hier zunächst ankommt, ist eine mit zähflüssigem Inhalt gefüllte Kugel, die durch eine Membran, die Dotterhaut, zusammengehalten wird. Der Druck des flüssigen Inhalts hält diese Membran in einer gewissen Spannung; die derselben anliegenden Theile, sowie der Keim, die cicatricula, sind also Kugelschalen, sie haben eine Uhrglasform. Isolirt man den Keim, so hebt man die Spannung desselben auf; der Keim wirft Falten, und härtet man ihn dann, so fixirt, abgesehen von allem Anderen, die Härtung einige diese Falten. Da nun der Keim sehr weich ist, und die ihn bildenden Zellen sich leicht verschieben, so ist es begreiflich, ja nothwendig, dass die Faltung viele Zellen aus ihrer Lage bringen muss.

Die Isolirung des Keims muss also eine Verwerfung seiner Zellen bewirken; sie muss Lagebeziehungen sowohl der Keimschichten als auch der einzelnen Zellen innerhalb dieser Schichten schaffen, welche in Wirklichkeit nicht da sind.

Diese erhebliche Fehlerquelle kann nur dadurch vermieden werden, dass man von der Isolirung weicher Keime überhaupt absieht.

Was aber geschieht, wenn wir den ganzen Eidotter härten?

Die Härtung alterirt die Uhrglasform des Keimes nicht, aber sie schafft zunächst eine Bildung, die im ungehärteten Ei nicht vorhanden sein kann, die

Keimhöhle.

Der Umstand, dass der Dotter flüssig ist, schliesst ja eine Höhlenbildung im Innern der Dotterkugel aus. Die nach der Härtung auftretende Höhle, die vom Keim überbrückt wird, muss eine Folge dieser Härtung sein. Die mit derselben verbundene Wasserentziehung, die ja ein wesentlicher Factor der Erhärtung ist, mindert den natürlichen Turgor der Dotterelemente und der Keimzellen; so wird der Druck, unter dem die Dotterhaut steht, herabgesetzt. Zunächst wird die Rindenschichte fest, die der Dotterhaut anliegt; sie behält die Form einer Kugelschale trotz Herabsetzung des Binnendrucks und in ihr können Spalten entstehen, einfach in Folge der Schrumpfung, welche die Wasserentziehung mit sich bringt.

Die Spalte tritt nun aber immer an derselben Stelle auf, und

präsentirt sich an jedem Ei in derselben Weise. Sie liegt unter dem centralen Theile des Keims; auf dem Querschnitt erscheint sie wie ein gleichschenkliges Dreieck, dessen einer sehr stumpfer Winkel der durch den Keim gebildeten Grundlinie gegenüber liegt.

Es muss die Schichte, die vor der Erhärtung unter dem Keime sich befindet, demnach anders zusammengesetzt sein als die übrige Dotterrinde, da sie stets bei der Erhärtung derart schwindet dass an ihrer Stelle eine flache, trichterförmige Spalte entsteht. Bisher ist nun übereinstimmend angegeben worden, es befinde sich unter dem Keim eine Flüssigkeit, dieselbe sei aber in einen präformirten Hohlraum mit selbständigem Boden, in der Keimhöhle eingeschlossen. Den Boden dieser Höhle soll der weisse Nahrungsdotter bilden; während der Rand des Keims direct auf dem weissen Dotter aufruht, soll im Centrum, soweit die Keimhöhle reicht, die Keimhöhlenflüssigkeit den Keim vom weissen Dotter trennen.

Diese Vorstellung müssen wir modificiren. Unter dem Keim liegt nicht eine klare Flüssigkeit, sondern verdünnter Dotter, Dotter mit reichlicher Zwischenflüssigkeit; und dieser Dotter ist durchaus nicht in einen präformirten Hohlraum der Dotterkugel eingeschlossen.

Den Beweis hiefür zu führen, ist nicht schwer. Sticht man eine feine Canüle durch die Keimscheibe hindurch flach ein, sodass sie nur Dotterhaut und Keim durchbohrt, und saugt man dann einen Tropfen desjenigen Mediums ein, in dem die Spitze sich befindet, so hat man dasjenige, was dem „Keimhöhleninhalt" der Autoren entspricht. Wir wollen der Kürze halber diesen Namen beibehalten, um den unter dem Keim sich findenden Dotter zu bezeichnen.

Der Keimhöhleninhalt ist eine trübe, weissliche Flüssigkeit, fast wie Milch aussehend; bringt man einen Tropfen, frisch entnommen, ohne jeden Zusatz auf den Objectträger, schützt man ihn vor dem Druck des Deckgläschens und vor dem Eintrocknen, so zeigt sich, dass in demselben kugelige Elemente von verschiedener Grösse und Beschaffenheit in bedeutender Anzahl suspendirt sind.

Diese zerfallen in

a) homogene, stark lichtbrechende Körner von annähernd gleichen Dimensionen; ein Theil davon erscheint fein punctirt (Fig. 1, k, l).

b) grössere Kugeln, bestehend aus homogener Substanz, die ein etwas excentrisch liegendes, stark lichtbrechendes Korn einschliesst. Dieses unterscheidet sich durchaus nicht von einem der unter a angeführten Elemente, wir wollen das ganze Gebilde als „einkörnige Kugel" bezeichnen.

c) Derartige Kugeln mit mehreren Körnern. Sie kommen in allen Arten vor, von zwei- und dreikörnigen an bis zu grobgranulirten und feingranulirten Elementen. Bei letzteren ist eine homogene Randschicht deutlich vom körnigen Inhalt unterscheidbar. Wir nennen diese Elemente mehrkörnige, grobgranulirte, feingranulirte Kugeln (Fig. 1, b bis i).

Zwischen den unter b und c aufgeführten Formen finden sich alle Uebergänge. Neben dem Korn der einkörnigen Kugel tritt ein zweites auf; dann erscheint ein weiteres, ein viertes und fünftes schliesst sich an, und diese Körner, anfangs von ungleicher Grösse, gruppiren sich um das primäre Korn (Fig. 1, a bis f). Die Inhaltskörner werden zahlreicher, bis sie den ganzen Binnenraum einnehmen; nur eine schmale Randschichte wird nicht in diese „körnige Differenzirung" einbezogen.

Je zahlreicher die Körner werden, desto gleichmässiger wird ihre Grösse; am deutlichsten tritt dies an den feingranulirten Kugeln hervor (Fig. 1, i).

Die freien Körner (Fig. 1 k, e) gleichen durchaus denen in den Körnerkugeln.

Diese Formenreihe enthält alle diejenigen Elemente, die man als Bestandtheile des weissen Dotters aufführt. Sie enthält ferner die Bestandtheile des gelben Dotters, die feingranulirten Kugeln; und es ist schwer, sich der Annahme zu verschliessen, dass alle diese Elemente mit den einkörnigen Kugeln durch eine continuirliche Reihe von Uebergangsformen verknüpft sind, dass sie aus denselben hervorgegangen sind.

Kann auch diese Annahme nur durch eine genaue Untersuchung über die Bildung des Vogeleis bewiesen werden, und kann also im besten Falle sie nur als möglich hingestellt werden, sie hat mehreres für sich. Zuerst die ununterbrochene Reihe von Uebergangsformen zwischen den einkörnigen in den feingranulirten Kugeln; dann den Umstand, dass die Uebergangsformen häufiger werden im Sommer, bei erhöhter Aussentemperatur, und dass

sie während der Bebrütung am zahlreichsten sind. Eines kann man wohl auch ohne die genaue Kenntniss der Entwicklung des Nahrungsdotters im Vogelei als sicher hinstellen; den Uebergang grobgranulirter Kugeln in feingranulirte, das heisst die Bildung der Elemente des gelben Nahrungsdotters aus Bestandtheilen, die zum weissen Dotter gerechnet werden.

Wir können also constatiren, dass unter dem Keim des Hühnereies sich stets ein Gemisch weissen und gelben Dotters, suspendirt in reichlicher Zwischenflüssigkeit befindet, und dass die Elemente des weissen Nahrungsdotters stets in der Umwandlung zu gelbem Dotter begriffen sind. Die Elemente des letzteren erscheinen als Endstadien eines Processes, den die Bestandtheile des weissen Dotters durchmachen. Ist diese Annahme richtig, so müssen sich auch im gelben Dotter Uebergangsformen vorfinden. Das ist auch der Fall.

Die Untersuchung gelben Dotters aus irgend einem Theile der Dotterkugel liefert kein wesentlich anderes Bild, als die Untersuchung des unter dem Keim gelegenen Dotters. Man findet in grosser Anzahl die feingranulirten Kugeln, wenig grobgranulirte, auch mehrkörnige und einkörnige Kugeln, sowie freie Körner in geringer Anzahl. Beim Auflegen des Deckgläschens platzen immer viele feingranulirte Kugeln, selbst wenn man das Deckglas stützt; auch nachdem das Deckglas schon placirt ist, sieht man oftmals, wie eine feingranulirte Kugel ihre Gestalt verändert, sich langsam auszieht und ihren Inhalt ausströmen lässt (Fig. 3, a). Dabei sieht man deutlich, dass die Körner in einer Flüssigkeit suspendirt waren; auch die auftretende Molecularbewegung zeigt das. Die homogene Randschicht ist an solchen platzenden Kugeln sehr gut zu demonstriren.

Wenn beim Untersuchen eine grössere Anzahl der feingranulirten Kugeln platzt, so erscheint der gelbe Dotter als eine feinkörnige Masse, die grössere kuglige Elemente einschliesst. Die grosse Mehrzahl der Körner war aber nicht frei, sondern in Kugeln eingeschlossen.

Das Ausströmen dieses Inhalts zeigt uns, dass bei der Umwandlung einer weissen in eine gelbe Dotterkugel ein Theil des Inhalts körnig, ein anderer flüssig wird.

Zuweilen fand ich auch im gelben Dotter aus Segmenten zusammengesetzte Elemente; das eine Segment war homogen, mit

einem Inhaltskorn, das andere war fein granulirt. Ich bin sicher, dass ich nicht Elemente vor mir hatte, die einfach aneinander geklebt waren; die Beobachtung spricht ebenfalls für einen Uebergang einer einkörnigen in eine feingranulirte Kugel, zeigt aber, dass die Metamorphose des Inhalts auf einen Theil beschränkt bleiben kann. Die Dotterschichte, auf der der Randtheil des Keimes ruht, zeigt ebenfalls die geschilderten Dotterformen.

Dass der gelbe Dotter überhaupt aus dem weissen Dotter hervorgeht, ist schon bekannt. Es war aber von Niemand hervorgehoben, dass der weisse Dotter unter dem Keime ebenfalls sich in gelben Dotter umwandelt; dass die Körnerkugeln, die so verschiedene Rollen bei der Entwicklung spielen mussten, weiter nichts sind, als Uebergänge zu gelben Dotterkugeln.

Auch den genauen Entwicklungsmodus der Elemente des gelben Dotters kannte man noch nicht, es war nur im Allgemeinen ausgesprochen, dass man „den Uebergang der einkernigen in vielkernige Elemente nicht bezweifeln könne“ (His 1, S. 27) Kölliker (3, S. 46) sagt gleichfalls: „Es ist kaum zu bezweifeln, dass die Elemente beider Dotterarten durch Zwischenstufen verbunden sind.“

Es fällt also der Unterschied zwischen weissem und gelbem Nahrungsdotter fort; der weisse Dotter enthält nur Uebergangsstadien zu gelbem Dotter. Man kann der Kürze halber diese Uebergangsformen als „weissen Dotter“ bezeichnen, aber man muss stets im Auge behalten, dass die Bezeichnung nicht selbständigen Formen, sondern Uebergangsstadien gilt.

Welches Moment bewirkt die Ueberführung der weissen in gelbe Dotterkugeln?

Wenn wir erwägen, dass das Ei auf einem Stadium seiner Entwicklung nur weisse Elemente, ein- und mehrkörnige Kugeln, enthält, dass diese aber sich in feingranulirte umwandeln, und dass zu dem Zeitpunkte, in dem das Ei gelegt wird, nur ein kleiner Rest noch nicht umgewandelt ist; wenn wir ferner sehen, dass dieser Rest auf seinem Entwicklungsstadium stehen bleibt, so lange das Ei nicht bebrütet wird, aber sofort mit der Bebrütung beginnt, sich energisch in gelben Dotter umzuwandeln (das wird durch die zahlreich auftretenden Körnerkugeln bewiesen), so müssen wir schliessen, dass die Pause, die nach dem Legen des Eis eintritt, bedingt ist durch die Herabsetzung der Temperatur

des Eies. Die anhaltende Digestion bei ungefähr 40° C. bewirkt die Umwandlung der einkörnigen Kugeln, die sich optisch als Granulirung ausdrückt; sowie wir diese Temperatur wieder herstellen, sehen wir zahlreiche Uebergänge zwischen mehrkörnigen, grobgranulirten, feingranulirten Kugeln auftreten.

Ein gleiches ist der Fall bei Eiern, die im Sommer lange bei hoher Temperatur im Zimmer gelegen haben; im Winter, in dem die Zimmertemperatur nie über 20° C. hinausgeht, Nachts aber immer bedeutend niedriger wird, erscheinen die Uebergangsformen spärlich.

Verhalten des Dotters gegen Chromsäure.

Was geschieht mit den Dotterelementen, wenn wir das Ei in Chromsäure härten?

Setzen wir frischem Keimhöhleninhalt unter dem gestützten Deckgläschen einen Tropfen einer Chromsäurelösung von 1:800 zu (der Erhärtungsflüssigkeit, die wir immer anwenden), so ist das Verhalten der einzelnen Dotterformen ein verschiedenes.

Körner und einkörnige, sowie mehrkörnige Kugeln bleiben unverändert; wo die Körner mit der Säure in Berührung kommen, färben sie sich aber grünbraun. Der Flüssigkeitsstrom reisst die Körner mit und schwemmt sie zu Haufen zusammen, deren einzelne Elemente ihre Form behalten, aber an Grösse differiren; einzelne grössere Körner, sowie einkörnige und mehrkörnige Kugeln bleiben ungefärbt, und fallen desshalb leicht in's Auge.

Mit einer Anzahl der am meisten entwickelten grobgranulirten, sowie mit den meisten der feingranulirten Kugeln geht eine Veränderung vor sich: Die homogene Randschichte platzt; der körnige Inhalt strömt aus und lässt das ganze Gesichtsfeld feingranulirt erscheinen. Nach 2 bis 5 Minuten hören die Strömungen auf dem Objectträger auf. Wenn man Dotterkugeln ohne Zusatz platzen sieht, beginnt sofort die Molecularbewegung und hält lange an; wo aber Chromsäure das Platzen bewirkt hat, hört sehr bald alle Bewegung auf. Es tritt eine Gerinnung der körnigen Masse ein; die Körner behalten ihre Form, aber sie fliessen zu dichten Haufen oder zu einer feingranulirten Masse zusammen. Die grösseren Elemente liegen frei oder eingeschlossen; die körnige Masse grenzt sich sofort durch einen scharfen Contour ab. Es hat

völlig den Anschein, als ob eine Membran die Gränze bildete (S. Fig. 4, 1.)

Wir haben also ein Bild, das genau dem Keimhöhlenboden gehärteter Eier entspricht. Wo nun ein helles, grösseres Korn nahe am Rande liegt, von der braunen, feingranulirten Masse umgeben, kann eine Figur entstehen, die eine Zellbildung im feingranulirten Protoplasma vortäuscht; ein gleiches Bild entsteht, wenn in einer granulirten, geplatzten Kugel der grösste Theil des Inhalts liegen geblieben ist, und sich um ein grösseres Inhaltskorn zusammengezogen hat. Es liegt dann ein feingranulirtes kugelförmiges, anscheinend kernhaltiges Gebilde im feingranulirten Protoplasma, und erweckt den Gedanken, dass es sich von seinem Mutterboden abgeschnürt habe. (S. Fig. 4, a, b.) Solche Figuren hat A. Goette aus Chromsäurepräparaten abgebildet (7, Fig. 2, 3) und sie für „Zellbildung am Boden der Keimhöhle" ausgegeben. Man kann derartige Bilder durch Zusatz von Chromsäure zu dem Keimhöhleninhalt bebrüteter Eier, oder zu gelbem Dotter, der ja nahezu identisch mit ihm ist, jederzeit herstellen.

Nach ungefähr 5 Minuten tritt in den nicht geplatzten Körnerkugeln Molecularbewegung ein.

Alcoholzusatz ändert die durch die Chromsäure geschaffenen Bilder durchaus nicht.

Man erhält also, wie erwähnt, durch Zusatz von Chromsäure zu gelbem Dotter einen künstlichen Keimhöhlenboden; auch die Vacuolen des gehärteten Eis fehlen diesem Gebilde nicht.

Die Rindenschicht der geplatzten Kugeln erhält sich öfters; zuweilen bleibt ein Theil des Inhaltes darin liegen, während ein anderer die Kugel umfliesst. In die Masse der confluirenden Körner werden solche Kugelreste eingeschlossen, und bei günstiger Lage sieht man den leeren Binnenraum, umgeben von der erhalten gebliebenen homogenen Randschicht, die mehr oder minder kuglig bleibt. Das ist eine Vacuole. (Figur 2, b.)

Solche Vacuolen lassen sich jederzeit durch Zusatz von Chromsäure zu gelbem Dotter oder zum Inhalt der Keimhöhle des bebrüteten Eis, also zu Dotter mit zahlreichen feingranulirten Kugeln, herstellen; wo derartiger Dotter im frischen Ei sich findet, also überall, können wir im gehärteten Vacuolen antreffen. Es gehört indess eine gewisse Festigkeit der geplatzten Rinden-

schicht dazu, wenn sie ihr offenes Lumen behalten will; desshalb finden wir die meisten Vacuolen in Eiern, die reich an feingranulirten Kugeln sind, in denen also die meisten Nuançirungen in der Festigkeit der Rindenschichte sich finden.

Im gelben Dotter des gehärteten Eis finden sich auch stets eine grosse Menge von Vacuolen. (Siehe Figur 5, vc.) Sie sind aber minder regelmässig als im weissen Dotter; denn auf letzteren wirkt die Chromsäure unmittelbarer, weil er peripherisch liegt, und die grössere Anzahl der freien Körner, die sich im weissen Dotter vorfinden, hält jede feingranulirte Kugel im frischen Ei eng umschlossen, kann sich also leicht so um die geplatzte gruppiren, dass das Lumen sichtbar bleibt.

Wenn eine feingranulirte Kugel zwischen Zellen des Keimes sich befindet und dort platzt, entsteht ebenfalls eine Vacuole (S. die Figur 5, a).

Ob indess alle Vacuolen in Folge der Erhärtung entstehen, ob sie sämmtlich Kunstproducte sind, scheint mir zweifelhaft. Nur das scheint festzustehen, dass sich alle auf dieselbe Weise, nämlich durch Platzen einer feingranulirten Kugel, bilden. Dieser Act nämlich beendet die Umbildung der Dotter-Kugeln. Die Metamorphose der einkörnigen Kugel ist keine progressive; die Aenderung der chemischen Constitution, die sich durch Granulirung ausdrückt, führt zu einer Lockerung des Zusammenhangs der Kugel, da ja ein Theil ihres Inhaltes flüssig wird. Die Lockerung geht so weit, dass ein geringer Druck, ein einfaches Rollen den Anstoss zum Zerplatzen der Rinde geben kann. Auch im Zustande vollständiger Ruhe kann dies vor sich gehen; die Rindenschichte wird ja immer weniger widerstandsfähig. So dürfen wir erwarten, jederzeit im reifen Ei Elemente anzutreffen, die dem Zerfalle nahe, und andere, die im Zerfall begriffen sind; die Masse der freien Körner, die wir jedesmal im frischen Dotter finden, sowie die Beobachtung eines spontanen Platzens der feingranulirten Kugeln berechtigen uns dazu. In dem Moment, in dem wir das Ei in die Chromsäure bringen, sind jedenfalls geplatzte Kugeln vorhanden; diese fixiren wir durch die Erhärtung. Andere, die dem Zerfall nahe waren, bringt die Säure zum Platzen.

Desshalb finden wir in jedem gehärteten Ei eine Anzahl von natürlichen, eine Anzahl von künstlichen Vacuolen; welche natür-

lich, welche Kunstproducte sind, lässt sich begreiflicherweise nicht feststellen, aber darauf kommt es ja nicht an. —

Auf Rechnung der Chromsäure kommt also

I. Die Bildung der Keimhöhle und des Keimhöhlenbodens,

II. Die Bildung eines Theiles der Vacuolen.

I. Wir haben gesehen, dass unter dem Keime ein Dotter liegt, dessen Bestandtheile, in Flüssigkeit schwimmend, alle Stadien der Umformung zu gelbem Dotter repräsentiren. Eine grössere Anzahl dieser Elemente ist bereits umgewandelt. Bringen wir nun den Dotter in Chromsäure, so platzen die meisten dieser gelben Kugeln sofort, wie die Säure sie berührt; die Körner fliessen zu einer Masse zusammen, die sich mit scharfem Contour abgrenzt und grössere Elemente, sowie Vacuolen einschliessen kann, wie wir das vorhin auseinandergesetzt haben. Die Flüssigkeit, in der die Kugeln suspendirt waren, sowie die Flüssigkeit, die in ihnen enthalten war, werden durch die Erhärtung extrahirt; so bildet sich ein Spalt, in dem erhaltene Körnerkugeln liegen bleiben, über welchem die Keimscheibe einsinkt. Diese Delle des centralen Theils der cicatricula habe ich an jedem gehärteten Ei gefunden.

Ueber die Bildungsweise der Keimhöhle herrschten verschiedene Ansichten. Goette (7) und Oellacher (5) schrieben die Abhebung des Keims vom Dotter einer Flüssigkeitsansammlung unter dem Keim zu; His (1) nahm als Ursache der Keimhöhlenbildung eine „progressive Vacuolenbildung“ an, und bezeichnete das Auftreten der Vacuolen als den Ausdruck einer „Verflüssigung“ des Inhalts weisser Dotterblasen. Beide Ansichten kommen der Wahrheit nahe, nur ist es nicht bloss „Flüssigkeit“, was unter dem Keim liegt, und die „Verflüssigung des Inhaltes“ der weissen Dotterkugeln ist nur eine theilweise. Ebenso ist die „progressive Vacuolenbildung“ nicht physiologisch, sondern artificiell; sie kommt auf Rechnung der Chromsäure.

II. Die Vacuolenbildung durch Chromsäure haben wir ausführlich beschrieben.

Wir wissen jetzt, dass beide Bildungen nur durch die Einwirkung der Chromsäure auf die Form der feingranulirten Kugeln hervorgerufen werden. Es wird nur der Inhalt frei, und bildet den Keimhöhlenboden. Dieser ist ein vollständiges Kunstproduct, wenn er auch kein „Trümmerhaufen“ ist; die Elemente, die ihn

bilden, sind ja nicht zerstört, sie sind nur frei geworden. Alles was Zellbildungen auf diesem Boden gleich sieht, ist künstlich hervorgerufen; die Theorie von Goette, dass die Furchung auf den Nahrungsdotter übergreife, beruht, wenigstens in der Fassung, die ihr Goette giebt, auf Trugbildern.

Dasjenige aber, worauf es ankommt, die Integrität des Keims und die Lagebeziehungen seiner Zellen, bleibt intact, wenn wir den Dotter im Ganzen härten und erst nach der Härtung das Dotterstück ausschneiden, das den Keim trägt.

Die Frage: „Dürfen wir den Keim des Hühnereis in Chromsäure härten?" ist also nach den angestellten Untersuchungen unbedingt mit „Ja" zu beantworten. Wir kennen die Kunstproducte, die wir schaffen; dass die Lagebeziehungen der Dotterkugeln in der Umgebung des Keims gestört, dass ein grosser Theil der reifsten zum Zerfall gebracht, dass so ein grosser Spalt gebildet wird, dessen Bodenschichte Trugbilder zeigt, das Alles kann uns nicht veranlassen, die Härtung zu verwerfen.

Die Erhärtung des ganzen Eidotters in dünner Chromsäurelösung (es eignet sich am besten eine Lösung von 1:800 Wasser, die 3½ bis 4 Tage einwirken muss) ist noch die schonendste Methode, die die Untersuchung ermöglicht. Viel eingreifender wirken Isolirung des weichen Keims, und besonders das Abspülen desselben; dies Verfahren muss Faltungen hervorrufen, Zellen ganz entfernen oder an Plätze bringen, wo sie nicht lagen; es muss locker anhaftende Theile fortschwemmen, kurzum ein Präparat liefern, das nicht Vorgänge richtig zeigen kann, welche nur bei sorgfältiger Conservirung der Lagebeziehungen des Keims richtig gedeutet werden können.

Wie die Chromsäure, wirken auch die chromsauren Salze auf die Dotterelemente; auch Osmiumsäure bringt die gelben Dotterelemente zum Platzen. So erklärt sich, dass alle Erhärtungsmethoden denselben Keimhöhlenboden zeigen.

Wir sind also bei der Untersuchung der Keime folgendermassen verfahren:

„Nach 3½- bis 4tägiger Härtung des Dotters in wässriger Chromsäurelösung von 1 : 800 wurde das den Keim tragende Dotterstück ausgeschnitten, auf 24 Stunden in Alkohol gebracht, in toto in Carmin gefärbt, in Calberla'sche Masse eingebettet und dann geschnitten. Von jeder Keimscheibe, die vor dem Ein-

betten gemessen und gezeichnet wurde, fertigte ich eine vollständige Schnittserie an.

Die Kerne färbten sich schwach, die Kernkörperchen sehr lebhaft; das Zellprotoplasma bekam nur in der oberen Keimschichte einen röthlichen Anflug. Auch der gelbe Dotter erschien blassroth, der weisse färbte sich gar nicht. So konnte man genau jede Zelle unterscheiden; ohne Färbung ist dies, besonders im Randwulst, oft unmöglich.

Indem ich mich nun zur Besprechung der Vorgänge wende, die bis zur Vollendung der Keimblattbildung im Ei sich abspielen, kann ich mich in Bezug auf die Dinge, die wir als Folgezustände der Erhärtung kennen gelernt haben, kurz fassen. Das wird die Darstellung in so fern vereinfachen, als gerade über die Vorgänge am Boden der Keimhöhle, sowie über Entstehung, Bedeutung und Aufgabe der Körnerkugeln die Meinungen getheilt waren, und die Körnerkugeln alles leisten mussten, was der betreffende Beobachter den Keimzellen nicht zuschrieb. Bei unserer eingehenden Besprechung hat es sich herausgestellt, dass die Körnerkugeln Umwandlungsstadien des unfertigen, noch weissen Nahrungsdotters sind, was man also für ihre Zellnatur gesagt hat, ist hinfällig, ebenso wie die genauen Angaben von Goette (7) über ihre Bildungsweise, da Goette Chromsäurebilder seiner Beschreibung zu Grunde gelegt hat. Wir dürfen die Ursachen der Keimblattbildung nur in Vorgängen suchen, die an den Zellen des unbebrüteten Keims ablaufen; was von aussen her während der Bebrütung in den Keim gelangt, sind gelbe Dotterkugeln oder deren Vorstufen, Nahrungsballen, die dem Zerfall entgegengehen.

Alle neueren Beobachter stimmen darin überein, dass nach vollendeter Furchung der Keim des Hühnereis zweischichtig erscheint, dass aber die untere Schicht in wechselnden Stadien der Ausbildung angetroffen wird. Der Rand dieser Schichte ist stets gut ausgebildet, er ist verdickt, besteht aus mehreren, übereinander liegenden Zellschichten, während die Mitte der untern Schichte dünn ist, auch oft Lücken aufweist. Die obere Keimschichte ist immer eine einfache Lage. His (1) hat zuerst die untere Schicht als unzusammenhängende Lage beschrieben; ihm schloss sich Waldeyer (8) an. Peremeschko (4), Oellacher (5), Goette (7) hielten an der Remak'schen Darstellung fest, nach der die untere Keimschichte immer vollständig ausgebildet ist; letztere

beiden erkannten, wenn auch ungenau, den verdickten Rand der Keimscheibe, den Goette als Randwulst bezeichnete. Kölliker (3) erst lehrte diesen verdickten Rand, den er „Keimwulst" nennt, vollständig kennen; in der Beschreibung der unbebrüteten Keimscheibe vermittelt er zwischen den Ansichten von His und Waldeyer einerseits, Remak, Peremeschko, Oellacher, Goette andererseits. Er zerlegt die unbebrütete Keimscheibe in ein kreisförmiges, überall zusammenhängendes oberes Blatt (Ectoderma), das am Rande einschichtig, in der Mitte mehrschichtig ist, und in ein unteres (Entoderma) das im Randtheil mehrschichtig, stets gut ausgebildet ist und soweit reicht als das obere, wobei es aber gegen den Rand sich zuschärft. Die Mitte des Entoderma ist von wechselnder Mächtigkeit; auch zeigt sie zuweilen Lücken. Stets aber ist die Grenze des unteren Blattes gegen den unterliegenden Dotter scharf. (1, Seite 65 und 66.)

Die Körnerkugeln finden sich nach Kölliker im unteren Blatte, sowohl im Centrum als auch im Keimwulst. Kölliker hält sie für grosse Furchungskugeln. Den Boden der Keimhöhle sowie dessen scharfe Grenzcontour beschreibt er als etwas Normales.

Wir werden in Folgendem die Zellenschichten des unbebrüteten Keims mit Goette als „obere" und „untere Keimschicht" bezeichnen. Aus den Schichten gehen erst im Laufe der Bebrütung die „Keimblätter" hervor, welche wir als Epiblast, Mesoblast, Hypoblast anführen werden. Den verdickten Rand der unteren Keimschichte nennen wir mit Goette „Randwulst".

Die beiden Keimschichten gehen durch Zellverschiebung aus den Haufen der Furchungszellen hervor, der gegen Ende der Furchung eine „linsenförmige" Platte bildet.

Dieses Stadium findet man oft noch, wenn das Ei frisch gelegt ist; ausserhalb des Huhnes formt sich dieser Zellenhaufen zur zweischichtigen Keimscheibe um, wobei höhere Temperatur den Vorgang beschleunigt. Dieses Richten der Furchungszellen ist keineswegs mit dem Legen des Eis vollendet; streng genommen beendet es aber erst die Furchung. Darauf tritt der Keim in ein gewisses Indifferenzstadium, aus dem er erst durch anhaltende Temperaturerhöhung heraustritt.

Ein derartiges Stadium repräsentirt unsere Fig. 5. Die Kölliker'sche Beschreibung passt auf dieselbe nicht ganz. Der Keim ist zweischichtig, aber die oberste Lage ist nur im Randwulst

deutlich gesondert; sie zeichnet sich durch cubische Zellen aus, die der Dotterhaut anliegen, und einen dunklen, feinkörnigen Inhalt haben, der in Carmin sich etwas färbt.

Die Zellen der untern Keimschicht sind im Randwulst kuglig; die Zellen sind hell, mit groben Körnern erfüllt; der excentrisch gelegene blasse Kern mit mehreren, lebhaft in Carmin sich färbenden Kernkörperchen hebt sich in jeder Zelle deutlich von dem körnigen Zellköper ab.

Die Zellgrenzen sind schwer wahrnehmbar. Hat man nicht gefärbt, so ist es ohne Zuhülfenahme der Immersionssysteme beinahe unmöglich zu erkennen, dass man überhaupt Zellen vor sich hat. Anfangs sieht man nur Kerne und Kernköperchen; denn da die Zellen sich übereinander schieben, werden die Zellgrenzen durch den körnigen Zellinhalt zum Theil verdeckt.

Zwischen den Zellen des Randwulstes finden sich in grösserer Anzahl grob- und feingranulirte Körnerkugeln. Sie unterscheiden sich von den Zellen

a) durch ihre Grösse,
b) durch den Mangel eines Kerns,
c) durch ihr dunkles Aussehen, das in der dichteren Granulirung seinen Grund hat (siehe Fig. 5 k_I). Auch sehen die Körnerkugeln gelblich aus.

Entscheidend ist aber nur der Mangel eines Kerns, wenn Zweifel enstehen, ob man eine Zelle, oder eine Körnerkugel vor sich hat. Da derselbe stets excentrisch liegt, tritt er bei jeder Zelle nach Färbung sofort hervor.

Die Körner in den Zellen sind nicht von den feinen Körnern der Körnerkugeln zu unterscheiden. Da wir gesehen haben, dass feingranulirte Kugeln in jedem Stadium der Eientwicklung zerfallen können, so werden wir nicht anstehen, die Anwesenheit der Körner in den Keimzellen auf Resorption freigewordener Körner zurückzuführen. Da der Dotter unter dem Keim stets eine grosse Anzahl feingranulirter Kugeln in reichlicher Zwischenflüssigkeit enthält, so ist Material genug da, um die Zellen fortwährend mit Dotterkörnern zu füttern; und nicht allein von der unteren Grenze des Keims her wird Nahrung zugeführt; auch zwischen den Zellen finden sich Nahrungsballen, die auch dort zerfallen. Das beweist Fig. 5 a, wo ein Hohlraum im Randwulst von Zellen umgeben noch feine Körner enthält; es ist eine Vacuole im Randwulst entstanden.

Die Zellen der Mitte des Keims zeigen diese Dotterkörner ebenfalls.

Der Randwulst hört an der Peripherie mit zugeschärftem Rande auf; er nimmt an Mächtigkeit gegen das Centrum hin rasch zu, wobei die unterste Zellenlage durch zwischengeschobene Körnerkugeln gelockert sein kann (Fig. 5, k II). Der Randwulst ist an gut ausgebildeten Keimen 6- bis 7schichtig; er geht, sich verjüngend in den 2 bis 4 schichtigen Centraltheil des Keims über.

Dieser ist nicht so deutlich in 2 Schichten gesondert als der Randwulst. Seine Mächtigkeit beträgt an der dünnsten Stelle noch 3 Zellenlagen in unserer Fig. 5 m, aber die Zellen der oberen Schichte, die der Dotterhaut anliegen, sind nicht cubisch, sondern nähern sich der Kugelform, die die unteren Zellenlagen deutlich zeigen. Von einer Mehrschichtigkeit der oberen Zellenlage aber kann nicht die Rede sein. Darin muss ich die Angabe Köllikers als nicht zutreffend bezeichnen. Wenn eine Schichte im Centrum des Keims mehrere Lagen hat, so ist es die untere; eine deutliche Sonderung der Schichten ist aber im centralen Theil der Keimscheibe nicht durchzuführen. Man hat nur ein Recht, von einer vollständigen oberen Schichte zu reden, weil die oberste Zellenlage ununterbrochen in die cubischen Zellen auf dem Randwulst übergeht; die unteren Lagen des Keimcentrums dürfen wir zur unteren Keimschichte rechnen, weil sie ohne Grenze in den Randwulst sich fortsetzen.

Dass beide Keimschichten im Randwulst zusammen fliessen, wie Goette (7) sich ausdrückt, scheint mir nicht den Sachverhalt wiederzugeben. Gerade im Randwulst hebt sich die obere Schichte deutlich von der unteren ab, der Gegensatz beider Schichten ist nur hier zu erkennen. Aus diesem Grunde möchte ich die Goette'sche Annahme von der Genese der unteren Keimschichte nicht adoptiren. Nach Goette ist der Keim gegen Ende der Furchung linsenförmig; dicker im Centrum als am Rande. Ein gleiches giebt Oellacher an, ebenso Kölliker; ich habe es ebenfalls bestätigen können, denn ich fand dieses Stadium noch an bereits gelegten Eiern vor.

Nach Goette breitet sich nun der Keim der Fläche nach aus, bis er einschichtig wird; der Rand schlägt sich dann nach unten um, und so entsteht der Randwulst. Zellen, die vom Randwulste aus wieder centripetal wandern, bilden dann die untere

Keimschichte; entstand die obere durch centrifugale, so bildet die untere sich durch centripetale Zellenverschiebung. Diese Annahme würde nur dann bestätigt sein, wenn man einschichtige Keime, ferner einschichtige mit Randwulst, anträfe; wenn ferner der Randwulst dadurch sich als Umschlagsstelle auswiese, dass seine Zellen gleichartig blieben. Letzteres aber ist nicht der Fall; sie fangen zuerst an, sich zu sondern. Wenn wir annehmen, dass vom dickeren Centrum des linsenförmigen Keimes die Zellen peripherisch wandern, bis das Centrum dünn wird, so erhalten wir schon die Form der fertigen Keimscheibe; es genügt die Annahme einer einmaligen Zellverschiebung in centrifugaler Richtung dazu.

Wie der Boden der Keimhöhle sich bildet, wie in der Keimhöhle Körnerkugeln liegen bleiben können, haben wir geschildert. Wir müssen nun das Vorkommen von Zellen auf dem Boden der Keimhöhle zu erklären versuchen (siehe Fig. 5 z.). Die Zellen der tiefsten Lage der unteren Keimschichte berühren die Körnerkugeln; das beweist das Vorkommen von Körnerkugeln dicht am Keim und zwischen seinen Zellen, das sich noch am gehärteten Ei erhalten kann (siehe Fig. 5 k_I). Wenn nun eine oder mehrere Keimzellen auf beinahe allen Seiten von Körnerkugeln umgeben werden, so kann die Strömung, die beim Platzen vieler Kugeln entsteht, die Zellen vom Keim abreissen; sie müssen dann am Boden der Keimhöhle, oder in demselben angetroffen werden. Unsere Figur 5, z. lässt errathen, wo die Zellen ursprünglich lagen; sie gehörten zum Randwulst, von dem sie wohl mechanisch losgerissen sind. Es liegt gar keine Veranlassung zu einer anderen Annahme vor.

Der unbebrütete Keim im Ganzen zeigt also einen Zustand der Indifferenz, der sich durch die mangelhafte Sonderung der Schichten, durch die noch unbestimmte Form der Zellen in den Schichten ausdrückt.

Welche Veränderungen ruft eine andauernde Temperaturerhöhung in demselben hervor?

Betrachtet man eine 5 Stunden bebrütete Keimscheibe, so fällt zunächst die mehr gleichmässige Dicke der unteren Keimschichte ins Auge. Der Randwulst, dessen Mächtigkeit gegenüber dem Centraltheil so sehr hervortrat, ist dünner geworden; er besitzt nur noch eine vierfache Zellenlage. Dagegen ist die Mitte der unteren Schichte ebenfalls drei- bis vierschichtig; ihre Zellen sind rund und sehen blass aus. Die Zellen der oberen Schichte,

die nur einfach ist, sind deutlicher cylindrisch; ihr Protoplasma hat einen röthlichen Ton.

Beide Keimschichten fangen also in den ersten Stunden der Bebrütung an, den eigenartigen Charakter auszubilden, der im unbebrüteten Zustande nur angedeutet war. Die Zellen der oberen Schichte werden auch im Centrum cylindrisch und heben sich dadurch von den Zellen der unteren Schichte ab; diese gleicht ihre Dimensionen aus, wobei ihre Elemente Form und Aussehen behalten. Dabei übertrifft ihre Mächtigkeit beträchtlich die der oberen Schicht.

Es braucht nicht eingehend bewiesen zu werden, dass die Hauptursache der Veränderung eine Verschiebung der Zellen in der unteren Schichte von der Peripherie zum Centrum hin ist. Die centrale Dickenzunahme, bei gleichzeitiger Abnahme der Mächtigkeit im Randwulst, lassen die Annahme einer Zellverschiebung als die einfachste erscheinen. Dabei bleibt der Randwulst bestehen, aber er tritt nicht mehr so characteristisch hervor. (S. Fig. 6 r w.)

Die Flächenausdehung des Keimes ist um diese Zeit noch nicht wesentlich von der des unbebrüteten Keims verschieden. Es ist überhaupt eine Vergleichung der Dimensionen von Keimen auf verschiedenen Entwicklungsstadien immer misslich. Schon die unbebrüteten Keime zeigen Grössendifferenzen von 1 bis 1,5 mm im Durchmesser; da man nun nie weiss, wie gross der Keim eines Eis war, als man dasselbe in den Brütofen brachte, kann man auch nicht angeben, um wieviel sich der Durchmesser während der Bebrütung vergrössert.

Es genügt auch, die Znnahme der Flächenausdehnung nur im allgemeinen zu constatiren; die Differenzirung innerhalb der Schichten des Keims ist uns wichtig, und diese steht im genauen Zusammenhang mit der Dauer der Bebrütung, die Flächenausdehnung kann bei gleichem Entwicklungsstadium eine verschieden grosse sein.

Auch eine siebenstündige Bebrütung ändert den Durchmesser des Keims noch nicht wesentlich; (so betrug der Durchmesser eines 7 Stunden bei 38° C. bebrüteten Keims 5 mm, der eines unbebrüteten Sommereis 4 mm). Die Differenzirung innerhalb der unteren Keimschichte hat aber Fortschritte gemacht.

Die centrale Partie ist dicker geworden, die Dicke des Randwulstes hat noch mehr abgenommen. Daher ist die gleichmässige

Dicke der unteren Schichte nicht erhalten geblieben, sondern das Centrum erscheint mächtiger als die Peripherie. Die Zellen der unteren Schichte sind noch kuglig.

Die obere Keimschichte ist zwar wie früher eine einzellige Lage; die central gelegenen Zellen übertreffen aber an Länge die peripheren, so dass die obere Keimschichte im Centrum mächtiger ist als an der Peripherie. Auch kommt es zu Andeutungen einer Zweischichtigkeit der oberen Lage, indem einzelne Zellen sich so zwischen ihre Nachbarn eindrängen, dass sie aus der Ebene der oberen Keimschichte verschoben werden.

Es zeigt uns dieses Stadium die beginnende Concentrirung der untern Keimschichte nach dem Centrum zu. Dabei bleibt aber die untere Schichte in ihrer ganzen Ausdehnung eine mehrfache Zellenlage. Die obere Schichte bleibt trotz der zunehmenden Mächtigkeit der centralen Partie dennoch im Grossen und Ganzen einfach.

Zwei Stunden später zeigt sich deutlich das Resultat dieser Zellverschiebung in der unteren Schichte. Unter dem centralen, verdickten Theile der oberen Keimschichte hat sich eine mächtige Verdickung der unteren Schichte gebildet, die auf dem Durchschnitt planconvex erscheint. (Siehe Fig. 7 p r.) Die plane Fläche liegt der oberen Keimschicht dicht an; die convexe sieht gegen den Dotter. Diese Verdickung zieht unter der oberen Keimschichte fast in deren ganzer Ausdehnung hin; schmal beginnend, verbreitert sie sich auf den folgenden Querschnitten, und wird dabei in ihren Randtheilen lockerer. Die die Verdickung bildenden Zellen sind aber erheblich kleiner als die Zellen der unbebrüteten Keimscheibe. Deshalb muss sie im Flächenbilde wie ein Streif erscheinen. Derselbe ist der oberen Keimschichte so angesetzt, dass sein vorderes Ende nahe der Peripherie liegt, und er zieht in der Richtung eines Durchmessers der kreisförmigen Keimscheibe.

Die Zellen, welche die convexe Fläche des Streifens bilden, sind zum grossen Theil nicht mehr rund, sondern beginnen sich spindelförmig auszuziehen. Deshalb trifft man neben ganz runden Zellen vollständig ausgebildete Spindeln und eine grosse Anzahl von Uebergangsformen an. Die höheren Lagen sind rundzellig; ihre Zellen stossen dicht an die cylindrischen Zellen der oberen Keimschichte an. Letztere sind dunkler in Carmin gefärbt. (Siehe Fig. 7 h p b l.)

Man erkennt aber, dass die obere Keimschichte nicht mit der Verdickung der unteren zusammenhängt. Beide Lagen grenzen dicht, aber unvermittelt an einander.

Die obere Keimschichte ist nicht mehr einschichtig im strengen Sinne des Wortes. Viele ihrer Zellen im centralen Theil sind aus der Ebene der Schichte verdrängt; ausserdem befinden sich die Kerne der nebeneinander liegenden, sowie der auf dem Schnitt unter einander gelagerten Zellen nicht in derselben Höhe, so dass, besonders bei Aenderung der Einstellung, die obere Keimschichte den Eindruck einer zweischichtigen Zellenlage macht. Die Zunahme ihrer Mächtigkeit im Centrum ist aber ganz verschwindend gegenüber der enormen Dickenzunahme der unteren Keimschichte.

Der centrale Theil des Keims bietet also um die 9. Bebrütungsstunde eine Schichtung in drei Lagen dar. Der Dotterhaut zunächst liegt eine nur stellenweise zweischichtige Lage von Cylinderzellen, auf sie folgt eine dicke Lage von Rundzellen, die durch eine einzige Lage von Spindelzellen von der Keimhöhle getrennt wird.

Die Verdickung der unteren Keimschichte erscheint im Flächenbilde als der Primitivstreif; auf dem Querschnitte zeigt der Keim in der Gegend des Primitivstreifens die drei Keimblätter.

Aus den beiden Keimschichten des unbebrüteten Eis werden drei Keimblätter dadurch, dass die untere Keimschicht im centralen Theile sich verdickt und dass darauf die unterste Zellschichte im Bereiche der Verdickung spindelförmig wird.

Diese Verdickung entsteht durch centripetale Zellverschiebung in der unteren Keimschicht aus dem Randwulst her; das im selben angehäufte Zellenmaterial wird dazu zum Theil verwendet. Da die Zellen aber kleiner sind, als die ursprünglichen Zellen des Randwulstes und viel zahlreicher, so müssen dieselben nach ihrer Lagerveränderung sich an ihrem neuen Standorte durch Theilung vermehrt haben.

Die obere Keimschichte geht während dieser Zeit hauptsächlich eine Aenderung der Grösse der centralen Zellen ein; die Dickenzunahme ist nicht absolut auszuschliessen, aber sie ist unbedeutend.

Die Primitivstreif des Hühnereies bedeutet daher nicht eine Verdickung in der oberen, sondern in der

unteren Keimschichte. (Fig. 7 p r.) Die obere Keimschichte wird zum Epiblast, die untere sondert sich in den mehrschichtigen Mesoblast und den einschichtigen Hypoblast.

Die nur theilweise Verwendung der Zellen des Randwulstes zur Bildung des Primitivstreifens erhellt ganz klar aus der Betrachtung des Randtheils der Keimscheibe. Während der ersten Bebrütungsstunden wächst der Keim nur etwas in der Flächenausdehnung; die Zellen des Randwulstes müssen sich also sowohl centrifugal, als centripetal verschoben haben, wenn auch letztere Verschiebung eine bei weitem grössere ist. Der Randwulst wird dabei breiter, aber er wird reducirt. Er theilt sich in eine distale, compacte, und eine proximale, locker gefügte Zone. (S. Fig. 7 d z n, p z n.) Erstere bildet, eng der oberen Schichte anliegend, einen Gürtel um den Keim, dessen Durchmesser ungefähr der Breite von 30 bis 40 Keimzellen gleichkommt; letztere ist breiter, aber die Zellen sind nur locker mit einander verbunden.

Das Bild entspricht einigermaassen der Schilderung von His (1), nach welcher der innere Keimwall im Laufe der Bebrütung von „subgerminalen Fortsätzen“ durchwachsen wird. Der Zusammenhang aber, in dem diese lockere Zone mit der compacten, sowie mit dem definitiven Hypoblasten steht, welcher ja aus der unteren Keimschichte sich absondert, beweist, dass sie ein Theil des Randwulstes ist. Indem dieser nach beiden Seiten Zellen abgab, musste er sich auflockern, auch wenn seine Zellen sich in loco vermehren.

Es drängen sich Dotterelemente zwischen die Zellen dieser lockeren Zone ein. In ihr bilden sich, wie ich hier bemerken will, die Gefässe und das Blut.

Die Entstehung des Mesoblasten verlegen wir also in die untere Keimschichte und lassen ihn zuerst im Primitivstreifen erscheinen. Diese Angabe stimmt überein mit der Schilderung von Goette (7), sie widerspricht aber der Schilderung Köllikers (3), die zur Zeit die jüngste Publication über diesen Gegenstand ist.

Kölliker leitet den Mesoblasten ebenfalls vom Primitivstreifen ab; aber er stellt den Primitivstreif dar als eine Verdickung der oberen Keimschichte. Von dieser aus soll das mittlere Keimblatt in centrifugaler Richtung sich ausdehnen, und dabei zwischen die obere und untere Keimschichte sich einschieben.

Wenn sich dieses so verhält, so muss der Mesoblast

a) in der ganzen Länge des Primitivstreifs mit dem Epiblasten eins sein;

b) darf er erst später mit dem Hypoblasten verwachsen, er muss da, wo er zuerst sich zeigt, in alleiniger, aber unlösbarer Verbindung mit dem Epiblasten stehen.

Keines von beiden Postulaten trifft aber zu. Wir haben Schritt für Schritt die Genese der Verdickung studirt, die die Bildung des Primitivstreifens einleitet; wir mussten sie nach Vergleichung von Peripherie und Centrum des Keims allein auf Aenderungen in der unteren Schichte zurückführen. In den ersten 9 Stunden der Bebrütung ändert sich nur die untere Keimschichte wesentlich in Bezug auf ihre Mächtigkeit. Die Concentrirung ihrer Zellen schreitet fort, und daraus resultirt die als Primitivstreif erscheinende Verdickung. Wo diese auftritt, gehört sie alleinig der unteren Schichte an; aber auch in den peripheren Theilen bleibt diese Schichte immer eine mehrfache Zellenlage. Die obere Keimschichte bleibt fast ausschliesslich einfach.

Es ist also a) die auftretende centrale Zellenverdickung nur in der unteren Keimschichte zu constatiren; b) steht sie da, wo sie zuerst sich zeigt, in unlösbarer Verbindung mit dem Hypoblasten, ist aber von der oberen Schichte getrennt.

Diejenige Keimschichte aber, mit der ein Keimblatt bei seinem ersten Auftreten fest zusammenhängt, mit der es in inniger Verbindung bleibt, der es auch bei Spaltungen im Keim stets folgt, diese Schichte ist die Matrix des betreffenden Keimblattes.

Wenden wir vorstehenden Satz an, so müssen wir die Angabe Kölliker's von der Entstehung des mittleren Keimblattes als nicht den Thatsachen entsprechend ansehen.

Untersuchen wir aber spätere Stadien, so wird uns klar, wie Kölliker zu seinem bestimmten Ausspruche gekommen ist. Bei einem Keim von 11 Stunden ist der Hypoblast eine einschichtige Lage von Spindelzellen, die in den rundzelligen Randwulst übergeht. Auf ihr liegt, untrennbar mit ihr verwachsen, der ziemlich weit ausgebreitete, rundzellige Mesoblast. Von diesem ist der aus Cylinderzellen gebildete Epiblast in der Peripherie scharf getrennt; aber im Centraltheil bildet dieser eine Einsenkung, und soweit diese reicht, in der Breite weniger Zellen, sind Epiblast und Me-

soblast verwachsen. (S. Fig. 8 pr.) Die Einsenkung ist der Querschnitt der Primitivrinne; bildet die untere Keimschichte den Primitivstreifen, so gehört der oberen die Primitivrinne an. Die Bildung dieser Rinne führt die Verwachsung beider Keimblätter herbei; dieselbe ist secundär, wie eine Vergleichung von Fig. 7 und 8 lehrt.

Mit dieser Figur stimmen auch die Figuren 33, 34, 35 Kölliker's (3) überein. Soweit die Primitivrinne reicht, ist der Epiblast dicker; wenn auch diese Verdickung durch die Faltenbildung zum Theil verursacht sein kann, so erscheint doch zweifellos, dass der Epiblast hier zweischichtig ist.

Der Mesoblast ist bedeutend mächtiger; aber auch seine peripheren Theile sind mehrschichtig. Erwägen wir nun, dass die Mesoblastanlage um die neunte Stunde (Fig. 7) nur um weniges grösser war, als sie nach zwei weiteren Stunden schon in der Peripherie des Keims erscheint, so müssen wir die Annahme eines ausschliesslich centrifugalen Wachsthumes des Mesoblasten für wenig wahrscheinlich erachten. Denn es müsste ja dann die centrale Partie des Mesoblasten eine ebenso rasche Abnahme ihrer Dicke zeigen, als der Randwulst zu Anfang der Bebrütung. Wir glauben demnach, dass von dem Zeitpuncte ab, in dem die drei Keimblätter gebildet sind, das weitere Wachsthum weniger durch Zellverschiebung, als durch locale Zellvermehrung erfolgt; dafür spricht auch die Kleinheit der einzelnen Zellen, die an Dimensionen beträchtlich hinter denen des unbebrüteten Keims zurückstehen.

In der Peripherie ist der Epiblast stets einschichtig; seine Zellen sind cylindrisch, aber bedeutend niedriger als in der Gegend der Primitivrinne.

Die geschilderten Randzonen der unteren Keimschichte, die aus dem Randwulst hervorgehen, auf die aber die Differenzirung in drei Keimblätter noch nicht übergreift, bilden sich bis zur elften Stunde weiter aus. Die proximale Zone wird lockerer, einzelne Zellenhaufen bleiben am einschichtigen Epiblasten liegen, die meisten Zellen dringen in den unterliegenden Dotter ein; sie ändern dabei ihre Form, indem sie sternförmig werden. Die Ausläufer ziehen sich weit aus; es ist durch sie ein weitmaschiges Zellennetz angedeutet, in dessen Maschen Dotter liegt. In einer Arbeit über die ersten Gefässanlagen behalte ich mir vor, auf diese

lockere Randzone und ihre Umwandlung zurückzukommen. Die compacte, distale Randzone ist dicht an dem Epiblasten angelagert und reicht soweit wie dieser.

Um die dreizehnte Stunde ist der Mesoblast mit dem Epiblasten beinahe in der ganzen Ausdehnung des Primitivstreifs verwachsen; mit dem Hypoblasten aber bleibt er derartig verbunden, dass dieser als seine unterste Zellenschichte sich darstellt. In den peripherischen Zonen vermehrt sich der Mesoblast durch Theilung der vorhandenen Zellen, die noch der unteren Keimschicht zugerechnet werden müssen, da es dort noch nicht zur Sonderung in Keimblätter gekommen ist; wo solche Zellvermehrungen vorkommen, sind die Zellen gross und reich an Protoplasma, wo aber der Mesoblast schon gebildet ist, sind sie platt.

Die beiden Zonen des Randwulstes haben keine wesentlichen Veränderungen gegen das frühere Stadium aufzuweisen.

Um die dreizehnte Stunde ist also die Mesoblastbildung im Wesentlichen vollendet. Wenn nun auch die meisten Schnitte aus diesem Stadium wegen der festen Verwachsung von Epiblast und Mesoblast im Primitivstreif die Vermuthung wach rufen können, es sei das mittlere Blatt ein Product des oberen, so lehrt auch hier das Studium von Schnittserien, sowie die Vergleichung dieses Stadiums mit den vorhergehenden, dass die Verwachsung etwas Secundäres ist. Sie beginnt mit der Bildung der Primitivrinne; dieser aber geht die Anlage des Primitivstreifs zeitlich und räumlich vorher.

Noch in der neunzehnten Stunde tritt der Primitivstreif früher auf als die Primitivrinne, und wo er auftritt, ist er nicht mit dem Epiblasten verwachsen. (S. Fig. 9 p r.)

Der Randwulst mit seinen beiden Zonen breitet sich von der dreizehnten bis zur neunzehnten Stunde der Fläche nach bedeutend aus; sein Bau ändert sich dabei wenig. Zur Bildung des Mesoblasten kommt es erst in dieser Zone, wenn die Gefässanlagen auftreten. Ich muss mir also vorbehalten, die Veränderungen im Randwulst des bebrüteten Keims zusammenfassend zu besprechen, wenn ich die Untersuchungen über die Blutgefässbildung abschliessen kann.

Da ich mich im ersten Theil hinlänglich über die Körnerkugeln ausgesprochen habe, so habe ich ihr Verhalten während der Bebrütung nur nebenbei berührt. Die Abbildungen erläutern dies, soweit es von Interesse sein kann, die Wege dieser Nahrungsballen zu verfolgen. Dass sie mit der Keimblattbildung nichts zu thun haben, wird wohl zur Genüge aus der vorstehenden Schilderung dieses Vorganges erhellen.

Die Angaben früherer Beobachter über die Keimblattbildung sind sowohl in der neuen Auflage des Lehrbuchs von Kölliker (3) als auch in Goette's vortrefflichem Aufsatze (7) eingehend dargestellt und besprochen. Um also nicht Dinge zu wiederholen, die schon mehr als einmal abgehandelt sind, will ich mich hauptsächlich an die neuesten Publicationen halten. Kölliker habe ich schon im Texte erwähnen können, zum Theil auch Angaben von Goette; die Angaben von His über die dualistische Entstehung des mittleren Keimblattes hängen so innig mit seiner Lehre von der Bildung des Blutes und der Gefässe zusammen, dass ich sie an einer andern Stelle eingehend besprechen muss.

Peremeschko (4) hat den Mesoblasten zuerst im centralen Theil des Keims, und dort im Zusammenhang mit dem oberen Keimblatte gefunden, trotzdem leitet er ihn von den Körnerkugeln ab, die am Boden der Keimhöhle entstehen, sich vermehren, zwischen die Keimschichten einwandern und eine zusammenhängende Zellenlage bilden, das mittlere Keimblatt.

Peremeschko argumentirt folgendermaassen:

I. Es sind im Anfange der Bebrütung zwei Keimschichten da.

II. Von keiner derselben kann der Mesoblast abstammen, sonst müsste man diesen Vorgang beobachten.

III. Während der Bebrütung treten nun Elemente in der Keimhöhle und zwischen den Keimschichten auf.

IV. Also stammt der Mesoblast von diesen ab.

Dieser Schluss ist sehr gewagt. Peremeschko hätte eingehend die Metamorphose der Körnerkugeln zu Zellen, und das Zusammentreten der Zellen zum Keimblatt schildern müssen; er hätte durch Abbildungen genau den Vorgang illustriren müssen, den er beschreibt. Statt dessen können die Abbildungen Peremeschkos, die sehr gut sind, ohne weiteres als Belege für Köllikers Angabe gelten, dass der Mesoblast einzig vom Epiblasten aus sich bilde. Die Figuren 7, 10, 11, 12, 13 haben die

grösste Aehnlichkeit mit Köllikers Abbildungen. Kein einziges Bild spricht für Peremeschko, die meisten seiner Figuren stimmen nicht mit dem Text überein; deshalb ist es zu verwundern, dass ein so genauer Beobachter wie Oellacher (5) sich auf den einfachen Befund von Körnerkugeln zwischen den Keimschichten Peremeschko angeschlossen hat.

Ueber die Natur der Körnerkugeln hat sich Oellacher (5) dahin ausgesprochen, dass er sie als Furchungskugeln ansieht. Er hält den Boden der Keimhöhle für eine normale Bildung, und rechnet alles, was über diesem Boden liegt, zu den Producten der Furchung.

Die genaue Kenntniss des Randwulstes hat verschiedene Stadien durchlaufen. Remak, His (1), Peremeschko (4) kannten denselben gar nicht; nur lenkte His die Aufmerksamkeit auf den Keimwall, einen Ring von weissem Dotter, auf dem der Rand des Keims aufruht, und liess einen Theil der Elemente des Keimwalls sich zu Zellen umbilden, die das Material für die Bildung des Bluts und der Bindesubstanzen liefern sollten. Oellacher (5) war der erste, der den Keimrand als den dicksten Theil des Keims bezeichnete, die ganze Ausdehnung dieses Randes kannte er indessen nicht. Alexander Goette (3) gebührt das Verdienst, den Randwulst genauer beschrieben und abgebildet zu haben; er hat die Rolle erkannt, die der Randwulst bei der Bildung des mittleren Keimblattes spielt. Wie Goette den Randwulst als die Umschlagsstelle des Keims sich bilden lässt, von der aus eine centripetale Zellverschiebung die untere Keimschichte herstelle, ist erwähnt. Zur Bildung des Mesoblasten zieht Goette eine Wiederholung desselben Vorganges, eine zweite Zellverschiebung in derselben Richtung heran. Die untere Keimschicht zieht sich von vorn und von den Seiten gegen das Centrum zusammen, dann wird ihre tiefste Zellenlage fest, die oberen Lagen bleiben locker. Erstere ist dann der Hypoblast, das „Darmblatt“, letztere stellen den Mesoblasten dar.

Zur Bildung desselben wird nach Goette das ganze Material des Randwulstes verbraucht, so dass derselbe geschwunden ist, wenn der Hypoblast sich deutlich abgesondert hat. Nur in der Peripherie bleibt der Hypoblast mehrschichtig; diese Zone gränzt an weissen Dotter, den Keimwall, der vom Epiblasten bedeckt wird. Goette lässt also den Hypoblasten nicht so weit reichen,

als den Epiblasten. Er hat die beiden Zonen des metamorphosirten Randwulstes nicht erkannt.

Die Zellbildung am Boden der Keimhöhle, die Goette zur Bildung der Körnerkugeln vor sich gehen lässt, muss ich in Abrede stellen. Nach meinem Dafürhalten ist Goette durch Chromsäurebilder getäuscht worden, wie ich des Näheren auseinandergesetzt habe.

Den Randwulst in seiner ganzen Ausdehnung hat erst Kölliker kennen gelehrt. Seiner Darstellung muss ich beipflichten; auch kann ich die Angabe bestätigen, dass der Randwulst nicht während der Bebrütung schwindet. Warum ich aber Köllikers (3) Schilderung von der Genese des mittleren Keimblattes nicht zustimmen kann, ist schon besprochen; Kölliker hat zu weit vorgeschrittene Stadien seiner Schilderung zu Grunde gelegt, und Schnitte gewählt, in denen die Verwachsung des oberen und mittleren Blattes im Primitivstreif bereits vollendet war.

Balfour und Foster (6) lassen, wie Goette und ich, den Mesoblasten durch Abspaltung aus der unteren Keimschichte entstehen, ziehen aber zu seiner Bildung noch die Körnerkugeln heran. Dass man Körnerkugeln oft im Mesoblasten antrifft, kann ich vollkommen bestätigen; dass sie aber Zellen wären, muss ich bestimmt verneinen. Sie sind Nahrungsballen, ihr Schicksal ist Zerfall.

Waldeyer (8), der beide Schichten des Keimes an der Mesoblastbildung Theil nehmen lässt, hat, wie Kölliker, vorgerücktere Stadien untersucht, ausserdem kannte er den Randwulst noch nicht.

Litteratur.

1) His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

2) His, der Keimwall des Hühnereis und die Entstehung der parablastischen Zellen. Ztschrft. für Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1875.

3) Kölliker, Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl. 1876.

4) Peremeschko, die Bildung der Keimblätter im Hühnerei. Wiener Sitzungsberichte, Bd. 57. 1868.

5) Oellacher, Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung

im Hühnerei. Aus den „Studien für experimentelle Pathologie von Stricker“ Wien 1870.

6) Balfour und Foster, Entwicklungsgeschichte übersetzt von N. Kleinenberg. 1876.

7) Alexander Goette, die Entwicklung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. X.

8) Waldeyer, Ueber die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwicklung des Embryo. Ztschrft. für rationelle Medicin 1868.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

Fig. 1, 2, 3, 4 wurden bei Leitz $^1/_7$ gezeichnet; Fig. 5 bis 9 wurden bei Leitz $^1/_3$ angelegt, und das Einzelne bei $^1/_5$ oder $^1/_7$ hineingezeichnet.

Fig. 1. Keimhöhleninhalt frisch. a bis i Uebergangsstufen zwischen einkörnigen und feingranulirten Kugeln; k l freie Körner.

Fig. 2. Keimhöhleninhalt auf Zusatz von Chromsäure. a) isolirte feingranulirte Kugel, deren Inhalt zum Theil ausgetreten ist. rsch Rindenschichte derselben. b) Vacuolenbildung.

Fig. 3. Gelber Dotter, frisch. a feingranulirte Kugeln, die zerplatzen; rsch ihre Rindenschichte. g k grobgranulirte Kugeln. k freie Körner.

Fig. 4. Gelber Dotter auf Zusatz von Chromsäure. Künstlicher Keimhöhlenboden mit anscheinender Zellbildung. s scharfe Grenze der granulirten Masse. a b eingeschlossene Körnerkugeln, die wie Zellen aussehen. g k freie Körnerkugeln.

Fig. 5. Unbebrütete Keimscheibe. o s obere Keimschicht. r w Randwulst der unteren Schichte. a Vacuole im Randwulst. z losgerissene Zellen am Boden der Keimhöhle. kI granulirte Kugel, im Zerplatzen begriffen. kII granulirte Kugeln zwischen den Zellen des Keims. m Mitte des Keimes, der die Sonderung in 2 Schichten noch fehlt.

Fig. 6. Keimscheibe, 5 Stunden bebrütet. rw Randwulst, os obere Keimschicht.

Fig. 7. Keimscheibe, 9 Stunden bebrütet. Erste Anlage des Mesoblasten. p r Primitivstreif, Mesoblast. hpbl Hypoblast mit theilweise kugligen Zellen, epb Epiblast. pzn proximale Zone des Randwulstes, dzn distale Zone. Auf der einen Seite fehlt der Epiblast über dem Randwulst.

Fig. 8. Keimscheibe, 11 Stunden bebrütet. Bildung der Primitivrinne, beginnende Verwachsung von Mesoblast und Epiblast im Primitivstreif. prn Primitivrinne, epb Epiblast, msb Mesoblast, hpbl Hypoblast.

Fig. 9. Keim, 19 Stunden bebrütet. Beginn des Mesoblasten, derselbe ist scharf vom Epiblasten getrennt. Bezeichnung der Keimblätter wie vorhin.



Erklärung zu der Bemerkung von M. Foster und A. G. Dew-Smith, dieses Archiv. Bd. XIV. 3. p. 317.

Von

J. Dogiel.

Es freut mich, dass ein Gegenstand, der mich seit langer Zeit beschäftigt, auch von anderen Forschern in Angriff genommen wird. Da ich der Ueberzeugung bin, dass nur eine vielseitige Bearbeitung zur Lösung eines wissenschaftlichen Problems führen kann, so beeile ich mich die auf meine Arbeit „Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken" sich beziehenden Bemerkungen von M. Foster und Dew-Smith in den folgenden Zeilen zu beantworten.

Zur Erklärung der rhythmischen Contractionen des Herzens bei verschiedenen Thieren unternahm ich eine Reihe von anatomischen Untersuchungen, die zum Theil in diesem Archiv[1]), zum Theil in den Bulletins der St. Petersburger Academie[2]) und zum Theil in dem Archive de Physiologie[3]) erschienen sind. Auf Grund von anatomischen und physiologischen Thatsachen bin ich zu einer theoretischen Vorstellung über die rhythmischen Herzcontractionen gelangt, die ich nächstens bekannt geben werde. An diesem Orte kann ich nur die anatomische Thatsache urgiren, dass das Herz der Mollusken, der Insecten, der Krebse, der Batrachier, der Fische, der Vögel, der Säuger und des Menschen quergestreifte Muskeln und nervöse Elemente enthält. Allerdings gelingt dieser

1) Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. Mikros. Anat. Bd. XIV. I. Heft. Die Ganglienzellen des Herzens bei verschiedenen Thieren und bei Menschen. Arch. f. Mikros. Anat. Bd. XIV. 2 Hft.

2) Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von Corethra plumicornis. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersbourg. 7me Série. 1877.

3) De la structure et des fonctions du coeur des Crustacés. Arch. de Physiol. normale et patholog. Brown-Séquard, Charcot, Vulpian. 2me Série 4. p. 400.

Nachweis bei einigen Thieren leichter, bei anderen schwerer. Was die Mollusken anlangt, so ist der Nachweis von muskulösen und nervösen Elementen bei verschiedenen Species nicht gleich leicht zu führen. So z. B. gelingt es sehr leicht die Muskelzellen im Herzen der Salpen zu sehen, während das viel schwieriger bei Helix pomatia, Anodonta und Pecten maximus gelingt; hier bedarf es genauer Untersuchungen. Dasselbe gilt für die Nervenzellen. Letztere sind leicht nachzuweisen bei Aplysia und Pecten maximus, die ich hauptsächlich untersucht und in meiner Abhandlung abgebildet habe, während dieselben Zellen bei Anodonta und Helix nur nach genauem Vergleich mit Zellen aus den Nervenganglien derselben Thiere, als nervöse Gebilde erkannt werden können. Die von mir in den Figuren 12, 13 und 16 abgebildeten Zellen aus dem Herzen von Aplysia und Pecten sind so characteristisch, dass eine Verwechslung mit Bindegewebskörperchen unmöglich ist. Man müsste sonst auf histologische Untersuchungen überhaupt verzichten. Bei den von mir untersuchten Mollusken fand ich im Herzen apolare Zellen ähnlich wie im Herzen der Corethralarve; die Bedeutung dieser Zellen muss somit identisch sein mit derjenigen, welche, meiner Meinung nach, für die Corethra plumicornis gilt[1]).

Es freut mich, dass F. Darwin[2]) in Bezug auf die Muskelzellen des Herzens von Helix pomatia zu derselben Ueberzeugung gelangt ist, wie ich bezüglich der Helix pomatia, Anodonta u. a. Hier wäre noch die Beobachtung Dr. R. Wernicke's[3]) und meines Freundes Prof. Salensky (der mir die Erscheinung an dem Herzen von Acipenser ruthenus zeigte) zu erwähnen, dass an embryonalen Herzen ohne ausgebildete Querstreifung der Musculatur, durch Herzgifte (NKO_3, Digitalin u. s. w.) Erscheinungen hervorgerufen werden, die auf die Gegenwart von Bildungsmaterial für künftige Muskelzellen schliessen lassen. Daher ist auch der Schluss erlaubt, dass das Herz sich auch ohne Vermittelung des Nervensystems contrahiren kann; es contrahirt sich nämlich schon zu einer Zeit, wo das Microskop noch keine Nervenzellen aufdeckt.

---

1) L. c.

2) On the structure of the snail's heart. By Francis Darwin. The Journ. of Anat. and. Physiol. Vol. X. 1876.

3) Zur Physiologie des embryonalen Herzens. Sammlung physiol. Abhandlungen von W. Preyer. 1. Reihe. Hft. 5.

Dr. M. Foster und Dew-Smith[1]) sagen in ihrer Arbeit folgendes: „As in **Sepia**, so in **Aplysia**, no nerve could be found, stimulation of which would cause direct inhibition of the heart“. In meiner Arbeit über „Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken“ steht folgendes: „Reizt man mit dem Inductionsstrom das Branchialganglion, das bei Aplysia in der Nähe des Herzens liegt, so tritt eine Beschleunigung der Herzcontractionen ein; ein gleich starker Inductionsstrom an die Vorhöfe applicirt, hat Herzstillstand in der Diastole zur Folge“.

Was endlich die Wirkung verschiedener Stromstärken auf das Herz anlangt, so ist mir dieser Umstand sehr wohl bekannt und werde ich darauf in meiner Arbeit über die nächsten Ursachen der rhythmischen Herzcontraction näher eingehen.

Zum Schluss muss ich bei der von mir ausgesprochenen Ansicht über die Structur und Function des Molluskenherzens bleiben, da die Einwürfe von M. Foster und Dew-Smith nichts Neues bieten, bin aber gerne bereit, meine Ansicht aufzugeben, wenn die geehrten Collegen mich eines besseren belehren.

Zur höheren Geweblehre.

Von

G. Valentin.

Erste Abtheilung.

Wie die Sternkunde aus einem niederen beschreibenden Theile, der Uronagraphie, und einem höheren, der theoretischen oder mathematischen Astronomie oder der Anwendung des Schwere-

1) On the Behaviour of the Hearts of Mollusks under the Influence of Electric currents, by Dr. M. Foster and G. Dew-Smith (From the Proceedings of the Royal Society, No. 160. 1875).

gesetzes auf dem Weltall besteht, so wird sich etwas Aehnliches früher oder später für die übrigen Zweige der Naturwissenschaften, also auch für die Lehre von den Pflanzen- und den Thiergeweben wiederholen. Obgleich mehr als ein Jahrzehent verflossen, seitdem ich einige elementare und daher auch unvollkommene Sätze der höheren Geweblehre veröffentlichte[1]), so hat sich doch bis jetzt, so viel ich weiss, kein Nachfolger, der den Gegenstand weiter führte, gefunden. Man darf sich auch keinen trügerischen Hoffnungen auf diesem Gebiete hingeben. Die z. Thl. den höchsten Zweigen der angewandten Mathematik angehörenden Leistungen von Thomas Young, Navier, Poisson, Cauchy, Fr. Neumann und dessen Schülern, wie Waldemar Voigt und G. Baumgarten, die von Lamé, St. Venant, Kirchhoff, O. L. Meyer und dessen Schülern, wie K. Lasswitz und P. Schmidt, endlich die von Sohncke über Cohäsion und Adhäsion, über Elasticität und Krystallisation, so wie die einzelne dieser Arbeiten in neuer Form wiedergebenden und sie z. Thl. fortsetzenden Abhandlungen von Holtzmann und Wand haben es noch nicht möglich gemacht, die verschiedenen Arten der in der Natur vorkommenden Körpergestalten aus erfahrungsgemäss gegebenen oder theoretisch wahrscheinlichen Grund- und hinzutretenden Nebenbedingungen mathematisch herzuleiten. Jene Forscher wählten übrigens häufig verschiedene Ausgangspunkte für eine und dieselbe Erscheinung. Sie wandten in der Regel Integrationen, also Summationen unendlich vieler, stetig sich ändernder unendlich kleiner Grössen statt der Summirung unstätiger Werthe an, ohne desshalb die Vorstellung geschiedener, durch leere Zwischenräume getrennter Atome oder Molecüle fallen zu lassen[2]), oder sie setzten umgekehrt eine Stätigkeit der Massentheilchen voraus, aus der sich andere, gleichzeitig auftretende physikalische Erscheinungen nicht erklären.

---

1) Die physikalische Untersuchung der Gewebe. Leipzig und Heidelberg. 1867. 8. S. 66—166.

2) Siehe z. B. die Bemerkungen von Poisson in seinem Mémoire sur l'équilibre et le mouvement des corps élastiques. Mémoires de l'Institut de France. Tome VIII. Paris 1828. 4. p. 359. 400. Die Ansicht, dass eine solche Integration nur zulässig sei, wenn das Molecül vier regelmässig gestellte Atome enthalte, suchte W. Gosiewski in Schlömilch und Cantor's Zeitschrift für Mathematik und Physik. Bd. XXI. Leipzig. 1876. S. 116—125 zu erhärten.

Die Versuche, die Arbeitsleistungen der chemischen Thätigkeit der Wahlverwandschaft und deren thermische Wirkungen näher zu begründen[1]), die Bemühungen von Cayley und H. Schiff[2]), die Anzahl der möglichen organischen Verbindungen der Grundkörper durch anatytisch-combinatorische Schlüsse festzustellen, wie es dieser nennt, eine chemische Statistik zu liefern, können nur als die erfreulichen Vorläufer einer künftigen, tieferen Auffassung der chemischen Thätigkeiten angesehen werden. Eine wahrhaft höhere Begründung derselben ist zur Zeit nicht möglich.

Nur derjenige Theil der Naturerkenntniss, dessen Erfahrungsergebnisse aus gewissen wahrscheinlichen Grundannahmen mittelst der mathematischen Zeichensprache vollständig hergeleitet werden können, entspricht dem Endziele, das sich der Forschergeist stellen muss. Sollte es einst gelingen, die Anziehungs- und Druckerscheinungen, aus denen die mannigfachen Formelemente der organischen Gewebe hervorgehen, in dieser Weise aufzufassen, so wird sich auch auf die Bedingungen, die ihre zeitlichen Veränderungen herbeiführen, ihre Beständigkeit trotz des Wechsels der äusseren Einflüsse möglich machen oder ihren Zerfall und ihren endlichen Untergang zur Folge haben, zurück schliessen lassen. Man könnte aber dann auch eine Anzahl der feinsten Fragen der Theorien der Entwicklung und der Ernährung unmittelbar beantworten. Die höhere Geweblehre wäre auf diese Art nicht bloss eine morphologische Wissenschaft im erhabensten Sinne, sondern auch ein wesentliches Glied der physiologischen Erkenntniss.

Da unsere Sinne und unsere Untersuchungsmittel nur bis zu einer gewissen Grenze reichen, so kann es sich ereignen, dass unser geistiges Auge Eigenschaften und Beziehungen mit Sicherheit erkennt, die unser körperliches weder unmittelbar, noch von physikalischen oder chemischen Hülfsmitteln unterstützt wahrzunehmen im Stande ist. Wir werden schon in dem ersten Abschnitte dieser Arbeit einem Beispiele der Art begegnen.

---

1) Siehe z. B. A. Naumann, Grundzüge der Thermochemie. Braunschweig. 1869. 8. S. 81—150. Vgl. auch W. Stille, Ueber die Bestimmungsart von Arbeitsleistungen chemischer Kräfte. Göttingen 1865. 8. S. 25—32. Ueber die Theorie von A. Walter, s. Korteweg in der Zeitschrift für Mathematik und Physik. Bd. XXII. 1877. S. 93—106.

2) H. Schiff in den Berichten der deutschen chemischen Gesellschaft zu Berlin. 1875. S. 1542—1547.



Die Unvollkommenheit unserer Sinneswerkzeuge führt uns nicht selten zu sachlich irrthümlichen, wenn auch erfahrungsmässig richtigen Beobachtungen. Der allgemeinste Fall der Doppelbrechung z. B. entsteht dadurch, dass die Theilchen in ungleichen gegenseitigen Entfernungen nach drei Hauptrichtungen des Raumes liegen. Wir wollen ein Individuum diejenige Anhäufung derselben nennen, in welcher die benachbarten Gruppen so gleichartig gelagert sind, dass jede der beiden hieraus sich ergebenden Achsen einfacher Brechung oder eine jede der zwei optischen Achsen in einer und derselben geraden Linie verläuft. Besteht ein Gewebe aus solchen Individuen von makroskopischer oder zwar mikroskopischer, aber immer noch mit Hilfe von Vergrösserungen kenntlicher Grösse, so werden wir eine Doppelbrechung unmittelbar oder durch einzelne, leicht zu findende Kunstgriffe erkennen, es mögen alle optischen Achsen paarweise in derselben geradlinigen Fortsetzung verlaufen oder nicht. Sind aber die einzelnen Individuen so klein, dass die Gesichtswinkel ihrer Durchmesser unter der Grösse des selbst mit Hilfe von Mikroskopen herzustellenden kleinsten Winkels der Art liegen und befinden sich ihre optischen Achsen auf das Mannigfachste gegen einander verworfen, so werden wir das Ganze für einfach brechend halten, obgleich es in Wahrheit doppelt brechend ist. Wir können daher z. B. nur sagen, dass uns die Blutkörperchen und die Ganglienkugeln eine einfache Brechung zeigen, nicht aber dass sie es wahrhaft sind. Bedenken wir, dass die Ganglienkugeln des centralen Nervensystems die höchsten und am Feinsten abgestuften Thätigkeiten des thierischen Körpers vermitteln, so wäre die Annahme nicht ganz unwahrscheinlich, dass ihre einfache Brechung nur eine scheinbare sei, weil eben ihre Theilchen bis auf das Einzelnste verschieden ausgearbeitet und daher auf das Mannigfachste gestellt sind, weil die Vielseitigkeit der Orientirung derselben bis zu Individuen, die längst unter dem Werthe unseres selbst künstlich vergrösserten Gesichtswinkels liegen, hinabgeht. Die scheinbare einfache Brechung wäre dann ein Zeichen der höchsten Ausbildung und keine Unvollkommenheit in Vergleich zu den meisten übrigen Gewebtheilen.

Solche Erscheinungen können uns auch bei Erklärungsversuchen stören. Wenn z. B. die Chromsäure die Doppelbrechung der Gewebe häufig aufhebt, wenn auch bisweilen quergestreifte Muskelfasern einfach brechend erscheinen, nachdem sie Jahre lang

in Glycerin gelegen, so bleibt es immer unentschieden, ob man hier den Uebergang zu einer nach allen Raumesrichtungen gleichartigen Anordnung der Theilchen hat oder nur eine scheinbare einfache Brechung durch Verwerfung der optischen Achsen aller, wegen allzugrosser Kleinheit des Gesichtswinkels nicht mehr gesondert kenntlichen Individuen hergestellt worden.

Die einzelnen Nummern dieser Abhandlungen werden einiges Neue liefern, das z. Thl. auf mathematischen Herleitungen beruht. Ich lasse aber diese, wo es irgend möglich ist, hinweg und gebe nur die in Worten ausdrückbaren Ergebnisse, um allgemeiner verständlich zu bleiben.

1. Doppelbrechung unendlich dünner Oberflächenschichten.

Segner, Monge und Thomas Young[1]) schlossen aus theoretischen Gründen, dass die oberflächlichste Schicht einer in einem Haarrohre gehobenen oder gesenkten Flüssigkeit eine andere Spannung, als die übrige Masse der tropfbar flüssigen Säule besitzt. Poisson[2]) hielt die Dichtigkeitsänderung jener Lage, so weit sie der nur in unendlich kleiner Entfernung merklichen, in jeder endlichen dagegen verschwindenden Molecularwirkung entspricht, für so wesentlich, dass er die von Laplace und Gauss aufgestellten Theorieen der Haarröhrchenanziehung für ungenügend erklärte, weil in ihnen jener veränderte Dichtigkeitszustand der Oberflächenschicht nicht beachtet worden. Obgleich er sie aber bei seinen Herleitungen berücksichtigte, so kam er doch schliesslich zu ähnlichen, ja im Wesentlichen zu denselben Formeln, wie jene beiden Mathematiker. Holtzmann[3]) und Lamarle[4]), suchten später ebenfalls jene Dichtigkeitsänderung auf verschiedenen Wegen

1) Th. Young, Philosophical Transactions for the Year 1805. P. I. London 1805. 4. p. 65. 66.

2) S. D. Poisson, Nouvelle Thoérie de l'action capillaire. Paris. 1831. 4. p. 26—45.

3) K. Holtzmann, Ueber die Theorie der Erscheinungen der Capillarität. Stuttgart. 1861. 4. S. 4 und 8.

4) E. Lamarle, Sur la stabilité des systèmes liquides des lames minces. Mémoires de l'académie du Bruxelles. Tome XXXV. Bruxelles. 1865. 4. p. 18. 19.



theoretisch zu begründen. Bède[1]) dagegen bemühte sich, nachzuweisen, dass sie nicht den bedeutenden Einfluss auf die Erscheinungen der Haarröhrchenwirkung ausübe, den man ihr zugeschrieben, und dass die Darstellungen von Laplace und Gauss der von Poisson vorzuziehen seien.

Dieser letztere Geometer[2]) nahm an, dass jede in dem Inneren einer gleichartigen Flüssigkeit befindliche Schicht in demselben Maasse von den ihr benachbarten Lagen und zwar von der unteren von unten nach oben und von der oberen von oben nach unten gedrückt werde. Befindet sie sich aber der Oberfläche so nahe, dass die Entfernung von dieser innerhalb der Grenzen der nur bis zu einem unmerklichen Abstande thätigen Molecularkräfte reicht, so ist der von oben nach unten wirkende Druck schwächer, als der in entgegengesetzter Richtung arbeitende. Die Dichtigkeit nimmt daher innerhalb dieser äussert dünnen Lage nach einem unbekannten Gesetze ab und erreicht ihren kleinsten Werth in der Oberfläche selbst. Sie wechselt noch ausserdem in der Nähe der Haarröhrchenwand, so weit der merkliche Einfluss der Anziehung oder der Abstossung der festen Masse von dieser auf die Flüssigkeit wirkt.

Obgleich man[3]) die Dichtigkeitsabnahme als eine selbstverständliche Folge der Cohäsionskräfte anzusehen suchte, so liesse es sich doch auch denken, dass diese das Entgegengesetzte unter bestimmten Nebenbedingungen herbeiführten. Beschreiben wir eine Kugel um ein als Mittelpunkt dienendes, tief im Innern der einfach brechenden Flüssigkeit liegendes Theilchen mit einem beliebigen Halbmesser, jedoch so, dass sie nicht nur die Flüssigkeit nicht überschreitet, sondern sogar die Oberflächenschicht von der Dicke der Molecularwirkung nicht erreicht, so steht jedes der Theilchen von dem benachbarten um gleich viel ab, weil die Grössen der wechselseitigen Anziehung und Abstossung in der radialen Richtung eines jeden Halbmessers und der tangentiellen einer jeden concentrischen Lage, einer jeden Niveauschicht, einer jeden Lage gleichen Druckes und gleichen Potentials dieselben sind. Grenzt aber die

---

1) E. Bède, Recherches sur la Capillarité. Mémoires couronnés de l'académie du Bruxelles. Tome XXX. 1858—61. Bruxelles. 1861. 4. p. 47.

2) Poisson a. a. O. p. 5. 6.

3) V. v. Lang, Einleitung in die theoretische Physik. Dritte Abtheil. Braunschweig. 1873. 8. S. 471.

Flüssigkeit an einen Körper, der ihren Zusammenhang nicht zu stören sucht, also an einen solchen geringerer Anziehung, so müsste eine Verdichtung an der Oberflächenschicht eintreten, weil eine grössere Anziehung nach innen als nach aussen thätig wäre. Nur ein gleich starkes Wachsthum der Abstossung könnte dieses beseitigen. Young[1]) nimmt an, dass diese überhaupt in einer geringeren Entfernung, als die Anziehung Null werde, dass also die Letztere einen grösseren Wirkungskreis besitze. Wäre dieses der Fall, so hätte man in der Nähe der Oberfläche Theilchen, die sich nur anzögen und daher die Masse verdichteten, während diese Wirkung in der Tiefe durch die Gleichheit der allseitigen Einflüsse aufgehoben würde.

Dem sei, wie ihm wolle, so würde die negative oder die positive Dichtigkeitsänderung keine Doppelbrechung erzeugen, wenn die Ab- oder die Zunahme der gegenseitigen Entfernungen der Theilchen nach allen Raumesrichtungen hin gleich wäre. Dieses findet aber in unserem Falle nicht Statt, weil die ursprüngliche ungehinderte Wirkung senkrecht oder radial dahingeht, die tangentiellen Beziehungen dagegen wegen der gleichartigen Beeinflussung von Theilchen auf Theilchen entweder unverändert bleiben, oder in anderer Weise, als die radiale wechseln. Hieraus folgt, dass sich eine negative oder positive Doppelbrechung herstellen wird, je nachdem sich die Theilchen radial mehr oder weniger gegenseitig entfernen, als tangentiell. Dieser Schluss gilt nicht bloss für die Oberfläche einer in einem Haarröhrchen enthaltenen Flüssigkeit, sondern auch für jeden scharf begrenzten Körper überhaupt[2]). Wir gelangen daher zu dem Satze:

Wird eine einfach brechende Masse von einer anderen, ihr ungleichen umgeben und begrenzt, so besitzt die der unendlich kleinen Dicke der Moleculwirkung entsprechende Oberflächenschicht eine den Bedingungen der Doppelbrechung entsprechende Anordnung der Theilchen, wenn die Verschiedenheit der radialen und der tangentiellen Abstossungs- und Anziehungswirkungen jede Ausgleichung zu allseitig gleichen Stellungsentfernungen hindert.

1) Young a. a. O. p. 203.

2) Poisson (Mémoire sur l'équilibre et le mouvement des corps crystallisés. Mémoires de l'Institut. Tome XVIII. Paris. 1842. 4. p. 15) sagt schon mit Recht: Tous les corps sont terminés par une couche d'épaisseur insensible ou la densité varie très rapidement et suivant des lois inconnues dans le sens de cette épaisseur.



Die doppelt brechende Lage ist natürlich unendlich dünn. Sie besteht aus einer Anzahl von Schichten, deren Dichtigkeitsänderung von aussen nach innen abnimmt, und gehört zu denjenigen oben erwähnten Gebilden, die nur das geistige Auge erkennt, das körperliche hingegen nie wird wahrzunehmen im Stande sein. Denn würden auch unsere Hülfsmittel, die Doppelbrechung zu erkennen, noch so sehr vervollkommnet, so werden sie doch immer für eine Lage, deren Dicke die Grenze des unendlich Kleinen nicht überschreitet, unzureichend bleiben. Bedenkt man überdies, wie schwach äussere Druckkräfte auf die Dichtigkeit tropfbarer Flüssigkeiten wirken, und wie sie noch viel weniger die festen Körper beeinflussen, so lässt sich eine nur sehr geringe Stellungsänderung der Theilchen, also eine überaus schwache Doppelbrechung erwarten. Man muss sich aber hüten, die Farbenringe, welche Luftblasen und Tropfen von Oel oder anderen Flüssigkeiten auf dem schwarzen und vorzüglich auf dem gefärbten Grunde des Polarisationsmikroskops zeigen, mit dem hier behandelten Gegenstande in Beziehung zu bringen, da sie aus Interferenzen hervorgehen, die mit der betrachteten Dichtigkeitsänderung Nichts zu thun haben.

2. Isoperimetrische Gestalten.

Fermat[1]) führte schon die Brechung des Lichtes auf eine Maximum-Minimumaufgabe zurück, indem er von der Annahme ausging, dass ein in dem einfallenden Strahle gelegenes Theilchen zu einem in dem gebrochenen befindlichen Orte auf kürzester Bahn und daher auch bei gleichförmiger Geschwindigkeit in kürzester Zeit gelangt. Denn, fügt er hinzu[2]), nach meinem Principe wandelt die Natur immer durch die kürzesten Wege. Euler[3]) behauptete seiner teleologischen Naturanschauung gemäss, dass sich eine jede der mathematischen Analyse zugängliche Aufgabe der Naturwissenschaften auf zweierlei Arten werde lösen lassen, unmittelbar, indem man die wahren Ursachen als Ausgangspunkt nimmt, dann aber auch vermöge der Allem zum Grunde liegenden

1) Varia opera mathematica D. Petri de Fermat. Tolosae. 1679. fol. p. 158—160.

2) Ebendas. p. 158.

3) L. Euler, Methodus inveniendi lineas curvas maximi minimive proprietate gaudentes. Lausannae et Genevae. 1744. 4. p. 295. 296.



Zweckmässigkeit mittelst entsprechender Maximum- oder Minimumgleichungen. Können wir auch nicht mehr diese letztere Ursache dem gegenwärtigen Standpunkte der Naturwissenschaften nach als richtig betrachten, so ist es doch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass jeder Uebergang aus einem Zustande in den andern, also jede physikalische oder chemische Veränderung auf möglichst kürzestem Wege, unter möglichst kleiner Ablenkung, also mit grösstmöglicher Ausnutzung der gegebenen Nebenbedingungen erfolgt. Das Gauss'sche Princip des kleinsten Zwanges, das man auch für die Lösung einer Reihe mechanischer Aufgaben benutzt hat[1]), obgleich es nicht gerade auf die kürzeste Weise zum Ziele führt, dürfte nur einen untergordneten Einzelfall jener allgemeinen Grundbeziehung aussprechen. Man wird daher auch in der organischen Welt Thätigkeiten und Thätigkeitserzeugnisse finden, deren mathematische Behandlung in das Gebiet der gewöhnlichen Grössten und Kleinsten oder in das der Variationsrechnung gehört. Die unter diesen Verhältnissen erzeugten Formen werden bisweilen isoperimetrischen Gestalten im engeren oder weiteren Sinne entsprechen.

Die Kugel als derjenige Körper, der einen grössten Rauminhalt unter kleinster Oberfläche einschliesst[2]) und sich auch als annehmbare oder als unpassende Lösung vieler isoperimetrischer Aufgaben ergibt und die Bewegungen in Schraubenlinien als der kürzesten, doppelt gekrümmten Bahn zwischen zwei von einander abstehenden Punkten, bilden wahrscheinlich nicht die einzigen Folgen solcher unter jenem Gesichtspunkte aufzufassenden Wirkungen. Coordinatenmessungen der Gewebelemente nach drei Hauptrichtungen des Raums[3]) werden wahrscheinlich noch viele andere hierher gehörende Gestaltbeziehungen kennen lehren. Wir wollen uns zunächst auf die Kugel beschränken und nur einiges Andere als Ergänzung hinzufügen.

Centralkräfte erzeugen eine nach einer bestimmten, als Mittelpunkunkt anzunehmenden Stelle gerichtete Beschleunigung, die

---

1) A. Buckendahl, Ueber das Princip des kleinsten Zwanges von Gauss. Göttingen 1873. 8. 38—81.

2) Eine elementare Herleitung dieser Eigenschaft der Kugel, siehe z. B. bei K. H. Schellbach, mathematische Lehrstunden. Berlin 1860. 8. S. 153.

3) Die physikalische Untersuchung der Gewebe. S. 73.

eine Funktion des Abstandes eines jeden thätigen Theilchens von diesem Mittelpunkte, also eine solche der den Mittelpunkt zum Anfangspunkte habenden geradlinigten und rechtwinkeligen Coordinanten bildet. Eine vollkommene, daher von aller inneren und äusseren Adhäsion und jeder inneren Reibung freie Flüssigkeit, wie sie höchstens annähernd in der Wirklichkeit vorkommt, erfüllt jene Bedingungen vermöge der Cohäsionskräfte. Dieses führt aber zu einer einfachen mathematischen Herleitung [1]), nach welcher eine solche im Gleichgewichte ihrer Molecularkräfte befindliche Flüssigkeit eine Kugelgestalt im Freien annimmt, wenn keine anderen Kräfte auf sie wirken. Ihr Gleichgewicht ist stabil. Dasselbe widerholt sich für den Fall, dass sie einen kugelförmigen festen Kern von grösserer Dichtigkeit, als die ihrige, allseitig bedeckt und von ihrer eigenen Anziehung und der der festen Masse bestimmt wird [2]). Wir haben aber eben gesehen, dass die Kugel, die schon von Pappus angegebene Eigenschaft besitzt, eine in sich geschlossene Oberfläche als Umdrehungsfläche darzubieten, die ein Kleinstes im Verhältniss zu dem von ihr umfassten Rauminhalte darstellt [3]), für welche also dieser ein Grösstes ist. Sie selbst oder wenigstens ihr nahe stehende Formen kommen unter den organischen Gewebtheilen häufig vor. Hier gilt also der allgemeine Satz:

Ein jedes kugelähnliche Gewebe besitzt eine im Verhältniss

---

1) Siehe z. B. L. Euler. Die Gesetze des Gleichgewichts und der Bewegung flüssiger Körper. Uebersetzt von H. W. Brandes. Leipzig 1806. 8. S. 69. 70. H. W. Brandes: Lehrbuch der Gesetze des Gleichgewichts und der Bewegung freier und flüssiger Körper. Thl. I. Leipzig 1817 8. S. 244. A. Kunzeck: Studien aus der höheren Physik. Wien 1836. 8. S. 255. 256. H. Resal, Théorie élémentaire de Mécanique citeste. 1865. 8. p. 190. (wenn $k = o$.)

2) A. Giesen, Ueber die Stabilität des Gleichgewichts einer nur der Gravitation unterworfenen Flüssigkeit. Bonn 1873. 4. Andere Fälle siehe Giesen, Zeitschrift für Physik und Mathematik. Jahrgang 21. Leipzig 1876. 8. S. 471—72. Jährg. 22. 1877. 311—324 und 332—335. J. Hagen, ebendas. 5. 65—86. L. Matthiessen, Jahrg. 16. 1871. S. 290—323.

3) Anschauliche Zahlenbeispiele in Vergleich zu dem Tetraëder, der Kugel, dem Würfel, dem Octaëder, dem archimedischen Cylinder, dem Dodekaëder, der kugelförmigen Spindel und dem Ikosaëder, siehe bei S. Lhuilier, De relatione mutua capacitatis et terminorum figurarum geometrice considerata sive de maximis et minimis. Pars. I. Varsaviae 1782. 4. p. 172.



zu seiner Masse um so kleinere, nur von den Raumbeziehungen abhängige Oberflächenthätigkeit, je mehr es sich der mathematischen Kugelgestalt nähert. Dasselbe gilt auch für einen von einer Kreisfläche begrenzten Kugelabschnitt[1]).

Wir werden später sehen, dass sich besondere Begünstigungsmittel der Oberflächenvergrösserung in den abgeplatteten rothen Blutkörperchen geltend machen. Ihnen gegenüber befinden sich die weissen Körperchen oder die Lymphkörperchen des Blutes und die cytoiden Körperchen überhaupt in dieser Hinsicht im Nachtheil. Sie erreichen aber nicht die möglich ungünstigste Beziehung ihrer Oberfläche, wenn diese Unebenheiten darbietet, also grösser als die der mathematischen Kugel gleichen Durchmessers ausfüllt. Gehen im Embryo des Menschen und der Säugethiere die allerersten kugelähnlichen Blutkörperchen in platte gefärbte über, so vergrössert dieses zugleich ihre Oberfläche im Verhältniss zu ihrem Rauminhalte und macht sie daher zum Gasaustausche geeigneter, insofern dieser nur von geometrischen Beziehungen abhängt. Verwandeln sich die ursprünglich kugelähnlichen Anlagen der Hornzellen allmählich in polyedrische Zellen, so gewinnen sie eine verhältnissmässig grössere Oberfläche die eine innigere, weil ausgedehntere Verbindung durch einen Kitt möglich macht. Dasselbe gilt noch mehr für die Umwandlung der urspünglichen runden Bildungszellen des Haarschaftes in Rindenblättchen oder der des Nagels in Nagelzellen, weil hier die grosse Verdünnung der Gewebetheile die verhältnissmässige Oberfläche in höherem Grade vergrössert.

Man kann sich die Stärke der Anziehung, welche eine kugelförmige, gleichartige oder aus gleichartigen Kugelschichten desselben Mittelpunktes bestehende, Masse nach aussen hin ausübt, als in ihrem Mittelpunkte vereinigt denken. Es ist daher gestattet, den Fall, in welchem ein solches Gebilde umgebende Massen zu sich führt, demjenigen gleichstellen, in welchem die anziehende Kraft von einem mathematischen Punkte oder einem als unendlich klein anzusehenden Körper ausgeht. Ist sie, so wie der ihr entgegengesetzte Widerstand nach allen Raumesrichtungen gleich, so wird das durch die Massenvergrösserung erzeugte neue Gebilde

1) Lhuilier, De relatione mutua capacitatis et terminorum Figurarum sive de Maximis et Minimis. Pars prior. Varsaviae 1782. 4. p. 177.



die Kugelform annehmen. Erzeugt sich hingegen eine andere Gestalt, so werden wir schliessen, dass die Resultante der Anziehung und des Widerstandes in der Richtung des kürzesten Durchmessers ein Grösstes und in der des längsten ein Kleinstes war. Wir müssen diesen Massstab der Beurtheilung immer zum Grunde legen, wenn sich pflanzliche oder thierische Zellen nach einer Richtung mehr, als nach der anderen durch Massenwachsthum vergrössern, sich also z. B. das pflanzliche Merenchym in elliptisches Zellgewebe oder thierische Bildungszellen in Zellenfasern durch die Aufnahme neuer Substanz und nicht durch Ausdehnung der schon vorhandenen verwandeln. Man darf aber nicht allgemein schliessen, dass die Eigenthümlichkeit, eine im Verhältniss zum Rauminhalte kleinste Oberfläche darzubieten, in diesem Falle nothwendiger Weise verloren geht. Wir werden sehen, dass es denkbar bleibt, dass Gestalten, welche diese Eigenschaft besitzen, aus jener Umwandlung hervorgehen. Die Erfahrung scheint aber anzudeuten, dass dieses streng genommen nie der Fall ist. Wir können desshalb auch den Satz aussprechen:

Die Umwandlung eines ursprünglich kugeligen Gewebtheiles in einen anders gestalteten zieht wahrscheinlich immer eine verhältnissmässige Vergrösserung der Oberflächenthätigkeit, so weit diese nur von den geometrischen Beziehungen abhängt, nach sich.

Die Dottertheilung des Eies, deren Erzeugnisse den Druckfiguren, wie ich schon an einem anderen Orte erläuterte[1]), ähnlich sind, lässt sich als Folge solcher Anziehungserscheinungen, also unter einem anderen Gesichtspunkte, als es bisher geschah, auffassen. Man pflegte bis jetzt die Furchenbildung als das Ursprüngliche, als den Ausgangspunkt der ganzen Veränderung anzusehen. Sie dürfte aber nur eine Folgenwirkung von Anziehungserscheinungen darstellen.

Die neueren, besonders an wirbellosen Geschöpfen z. B. den Echinodermen angestellten Untersuchungen[2]) führen zu dem Wahrscheinlichkeitsschlusse, dass das Eindringen und die Verschmelzung eines oder mehrerer Spermatozoiden mit dem Eikerne zu dem Furchungskern eine Reihe von Ortsveränderungen der umgebenden

1) Die physikalische Untersuchung der Gewebe. S. 145.

2) Vgl. z. B. E. Selenka, Beobachtungen über die Befruchtung und Theilung des Eis von Toxopneustes variegatus. Erlangen 1877. 8. S. 5. 6.



Bestandtheile, also auch einen Formenwechsel der Eigebilde herbeiführt, der sich als die Folge unmittelbar sichtbar werdender Anziehungen wenigstens hypothetisch erklären lässt. Die Strahlenfigur um den Kopf des Spermatozoides und das hierdurch begünstigte Heranrücken des Eikernes zu jenem kann in ähnlicher Weise gedeutet werden. Ist einmal der aus der Verschmelzung mit dem Spermakern hervorgegangene Furchungskern zur Ruhe gekommen, so lassen sich die ferneren bis zur Dottertheilung fortschreitenden Veränderungen als die Folgen von Anziehungserscheinungen auffassen.

Wir wollen die Betrachtung dadurch vereinfachen, dass wir uns die Gesammtgrösse der Anziehungskräfte des kugeligen Furchungskernes in dessen Mittelpunkte vereinigt denken. Eine gesonderte Furchungskugel würde in Folge dessen erzeugt werden, wenn die Stärke der auf die Dottermasse geübten centralen Anziehung und der ihr entgegenstehenden Widerstände, also die Resultanten beider nach allen Raumesrichtungen gleich wären und die Wirkung keines anderen Furchungskernes verändernd eingriffe. Ein an dem Rande der Furchungsstelle gelegener Kern[1]) könnte in dieser Weise nicht wirken. Interferiren hingegen zwei nahezu gleichgrosse Anziehungen zweier Furchungskerne der erwähnten Art, so wird sich eine Interferenzebene da herstellen, wo die beiderseitigen Einflüsse gleich und entgegengesetzt sind, in denen also die Dottertheilchen keine Ortsveränderung erleiden. Die Ebene fordert aber, dass sich die mit der Entfernung wechselnde Anziehungsgrösse so gestalte, dass immer die von dem einen Mittelpunkte nach einem Punkte der Ebene gezogene Grade mit dem Cosinus des Winkels vervielfältigt, den diese Linie mit der von dem Mittelpunkte auf die Ebene gefällten Senkrechten bildet, eben dieser Senkrechten gleicht. Die Werthe, die nach der Seite des einen Anziehungsmittelpunktes als positiv anzusehen sind, tragen den negativen Charakter auf der andern Seite. Finden jene Bedingungen nicht statt, so wird auch die Interferenzfläche nicht eben, sondern gekrümmt sein.

Die Interferenzwirkung nimmt von dieser Fläche an nach beiden Seiten hin ab, bis sie endlich da den Nullwerth erreicht,

1) Siehe z. B. für den Nahrungsdotter E. Selenka, Die Anlage der Keimblätter bei Purpura Lapillus. Harlem und Leipzig 1872. 4. Fig. 1. N.



wo der Anziehungseinfluss der einen Kugel auf die Elemente der andern verschwindend klein ist.

Die sichtbare Folge dieser Erscheinungen besteht darin, dass die beiden Furchungskugeln in der Interferenzfläche verbunden bleiben und hier äusserlich eine Einschnürung auftritt, deren Fortsetzung nach innen der Interferenzfläche entspricht. Nimmt später die Kernanziehung zu, so dass sich deshalb die Dottermasse um jenen Kern enger zusammenballt, so wird natürlich die Interferenzfläche immer kleiner und zuletzt Null, so dass sich beide Kugeln von einander vollständig trennen[1]).

Besitzt der Furchungskern keine Kugelgestalt oder sind die Anziehungskräfte oder die Widerstände nicht nach allen Raumesrichtungen gleich, so wird auch die Form der Furchungabtheilung von der der Kugel entsprechend abweichen. Man kann dann z. B. Umdrehungs- oder auch dreiachsige Ellipsoide erhalten.

Vergrössert sich später die Anzahl der Zerklüftungsstücke in höherem Grade und drängen sie sich enger zusammen, so kann der gegenseitige Druck Polyëder aus den rundlichen Gebilden nach denselben mechanischen Gesetzen erzeugen, die das Parenchym der Pflanzen aus Merenchym hervorgehen lassen und die uns in einer späteren Nummer dieser Abhandlungen ausführlich beschäftigen werden.

Die Länge der Linie, welche von dem Mittelpunkte der Anziehung zu einem Punkte des Randes der Interferenzebene gezogen wird, lässt sich als ein Maass der Anziehungsgrösse jederseits ansehen. Man kann sie auch durch den Quotienten ausdrücken, der jene Linie zum Nenner und die von dem Mittelpunkte auf die Interferenzebene gefällte Senkrechte zum Zähler hat. Dieser Bruch entspricht dem Cosinus des von beiden eingeschlossenen Winkels. Er selbst nimmt innerhalb der Grenzen eines Rechten um so mehr zu, sein Cosinus also um so mehr ab, je grösser die Interferenzebene, je ausgedehnter also die Nullwirkung der beiderseitigen Interferenz ist.

Es versteht sich nach dem Früheren von selbst, dass jede Furchungsabtheilung um so mehr eine grösste Menge von Dottermasse in kleinster Begrenzungsfläche einschliessen wird, je ähn-

1) Siehe z. B. die schönen Abbildungen bei Alexander Agassiz, North American Starfishes. Cambridge 1877 4. Pl. I. Fig. 5—24.



licher sie der Kugel ist. Die Annäherung an eine solche Beziehung wird daher im Laufe der Theilung bis zu möglichst vollständiger Sonderung der Kugel immer mehr erreicht. Die Kugel bildet die einfachste Form eines dreiachsigen Ellipsoids, dessen drei Hauptachsen unter einander gleich sind und als Polachse und als die beiden, in der Aequatorebene gelegenen senkrechten Achsen in beliebigen Richtungen angenommen werden können. Die anderen ellipsoidischen Formen werden im allgemeinen verhältnissmässig grössere Oberflächen darbieten und zwar die ungleich dreiachsigen für denselben Rauminhalt ausgedehntere, als die Umdrehungsellipsoide.

Derselbe Gedankengang, der für die Auffassung der Dotterzerklüftung entwickelt worden, lässt sich auf die meisten Vorgänge der Kern- und der Zellentheilung übertragen. Eine nähere Betrachtung wird auch hier zeigen, dass in der Regel die Einschnürung nur aus der Interferenz und die endliche Sonderung aus den fortgesetzten Anziehungswirkungen eines jeden der beiden Thätigkeitsmittelpunkte hervorgehen.

Hinreichend genaue Coordinaten-Messungen[1]) werden allein entscheiden können, ob und in welchen Gewebtheilen, Oberflächen, die durch die Umdrehung einer der acht Euler'schen eigenthümlichen elastischen Linien[2]) (ausser der Geraden und dem Kreise) entstanden sind, vorkommen. Diese Curven besitzen die schon seit den Anfängen isoperimetrischer Studien bekannte Eigenschaft, dass für die gleiche, zwischen zwei senkrechten Ordinaten eines rechtwinkeligen Coordinatensystems enthaltene Bogenlänge der durch Umdrehung um die Abscisse erzeugte Körper den grössten oder den kleinsten Rauminhalt einschliesst, je nachdem die Curve gegen die Abscissenaxe concav oder convex ist[3]).

1) Die physikalische Untersuchung der Gewebe. Leipz. und Heidelberg. 1867. 8. S. 73. 74.

2) Die Characterisirung desselben siehe bei L. Euler, Methodus inomiendi lineas curvas maximi minimias provietate gaudentes. Lausannae et Genevae. 1744. 4. p. 260—267. Die Herleitung der Kettenlinie für einen von Kräften beherrschten, vollkommen biegsamen Faden, siehe ebendaselbst p. 280—281.

3) Ausser der schon in der physikalischen Untersuchung der Gewebe S. 99 angeführten Litteratur siehe z. B. noch F. A. Stegmann, Lehrbuch der Variationsrechnung. Kassel, 1854. 8. S. 187 (z. Thl.). G. W. Strauch,



Die Frage, welche unter allen Curven, die eine und dieselbe Oberflächengrösse bei der Umdrehung um eine Achse erzeugen, den grössten oder den kleinsten Umdrehungskörper liefert, drohte das Vertrauen in die allgemeine Anwendbarkeit der Vorschriften der Variationsrechnung zu erschüttern, weil sie die den allgemeinen Bedingungen nicht entsprechende Kugel zu geben schien[1]). Delaunay[2]), und besonders Stern und Greve[3]) zeigten erst in neuerer Zeit, dass die richtige Umdrehungscurve durch die Bewegung eines der beiden Brennpunkte einer auf der Abscissenachse ohne Verschiebung rollenden Ellipse oder Hyperbel erzeugt wird. Da der Brennpunct einer Parabel eine Kettenlinie unter den gleichen Verhältnissen beschreibt, so hat man eine sogenannte elliptische oder hyperbolische Kettenlinie in den beiden ersteren Fällen. Jene liefert den grössten Werth des Rauminhaltes des Umdrehungskörpers, diese hingegen den grössten oder den kleinsten, je nachdem man die ausgehöhlte oder die gewölbte Curvenseite betrachtet. Der Kreis entspricht dem Grenzfalle.

Da die Gerade die einfachste der elastischen Linien ist, indem sie dem Falle entspricht, in welchem keine biegende Kraft die ebene und unendlich dünne Platte krümmt[4]), jeder Durchschnitt von dieser also einer geraden Linie entspricht, so folgt, dass der gerade Kreiscylinder Maximum- und Minimum-Eigenschaften in dem Vergleiche der Oberfläche mit dem Rauminhalt darbieten muss.

Ist der Flächeninhalt der Figur, welche von der Curve, den beiden ihren Endpunkten zugehörenden Ordinaten eines rechtwinkligen Coordinatensystems und dem entsprechenden Stücke der Ab-

---

Theorie und Anwendung des sogenannten Variationscalculs. Bd. II. Zürich 1849. 8. S. 507—509. J. Serret, Cours du Calcul différentiel et intégral. Tom. II. Paris 1868. 8. p. 720—722. 729. Vgl. auch die physikalische Untersuchung der Gewebe. S. 118. 119.

1) Dass schon Euler vor der Erfindung der Variationsrechnung durch Lagrange das Unpassende dieser Lösung erkannt und hervorgehoben hat, erhellt aus seiner Methodus p. 195.

2) Vgl. z. B. J. H. Jellett, Die Grundlehren der Variationsrechnung. Bearbeitet von C. H. Schnuse, Braunschweig 1860. S. 397. 398.

3) A. Greve, Ein Problem der Variationsrechnung. Frankfurt a. M. 1875. 8. S. 9—21. 45. 46. Eine kritische Darstellung der Bemühungen von Jellet, Airy, Todtenuter, Challis und Lindelof siehe ebendaselbst S. 21—38. Vgl. Fortschritte der Mathematik. Bd. 7. 1877. S. 298.

4) Siehe schon Euler, Methodus p. 256.

scissenachse eingeschlossen wird, gegeben, so erhält man durch Umdrehung um diese Achse den kleinsten Umdrehungskörper, wenn jene Linie eine Gerade, die Fläche also ein Rechteck und daher der Umdrehungskörper ein Kreiscylinder ist[1]). Anderseits liefert der Archimedische Cylinder oder derjenige Kreiscylinder, dessen Höhe dem Durchmesser seiner Grundfläche gleicht, die kleinste Oberfläche für den grössten Rauminhalt[2]). Ein gerader Kreiscylinder besitzt eine kleinere Oberfläche, als ein schiefer von gleicher Höhe und Grundfläche[3]). Die Anwendung dieser Sätze auf cylinderähnlichem Gewebe ergibt sich von selbst.

Zerklüftet sich ein Cylinder im Laufe der Entwickelung in eine Anzahl dünnerer cylindrischer Fasern, so gewinnt nicht blos die Gesammtoberfläche, sondern auch das Verhältniss der Oberfläche zu dem Inhalte einer jeden Faser, weil es in umgekehrtem Verhältnisse des Halbmessers des kreisförmigen Querschnittes wächst[4]). Dünnere Fasern besitzen daher eine in Bezug auf ihre Masse grössere Oberfläche, als dickere.

Denken wir uns einen elliptischen oder einen Kreiscylinder durch Querschnitte in eine Anzahl von Scheiben getheilt, so wird hierdurch die Oberfläche in Verhältniss zum Rauminhalt vergrössert, weil die zwei Querschnittflächen hinzukommen. Diese Oberflächenvermehrung muss um so beträchtlicher ausfallen, je dünner die Scheiben bei gleicher Grösse des Querschnittes sind. Bleiben die Flächen nicht eben, sondern wölben sie sich zum Theil um einen Kern, wie in den Blutkörperchen der Vögel, der Reptilien und der Amphibien, so kann die Oberfläche verhältnissmässig noch mehr zunehmen, wenn der Kern nicht die Masse übermässig vergrössert. Sie wird immer relativ wachsen, wenn die Scheibe jederseits vertieft ist, wie in den Blutkörperchen des Menschen und der Säugethiere. Diese Betrachtungen machen anschaulich, welch grosse Aufnahmsflächen für den Sauerstoff in den Blutkörperchen hergestellt worden und wie überhaupt die Theilungen der Länge oder der Quere nach als absolute und relative Flächenvergrösserer wir-

---

1) Strauch a. a. O. Bd. II. S. 509. 510. Vgl. auch Euler, Methodus. p. 196. 197.

2) Litteraturangaben siehe in der physikalischen Untersuchung der Gewebe. S. 99. 100; vgl. auch S. 106. 107. und Lhuilier a. a. O. p. 112.

3) Lhuilier a. a. O. p. 114.

4) Siehe die physikalische Untersuchung der Gewebe S. 106—108.

ken können. Die durch den Kern der Blutkörperchen erzeugte Wölbung kann die Athmungsthätigkeit derselben so sehr begünstigen, dass eine geringere Menge derselben für die Lebensbedürfnisse hinreicht. Sollte sich ein Gewebstheil finden, der einen oben offenen und hohlen Kreiscylinder, ähnlich manchen Arten cylindrischer Trinkgläser darstellte, so würde dessen Innenfläche nur dann für einen gegebenen Rauminhalt der Höhlung eine kleinste sein, wenn der Halbmesser des Grundkreises der dritten Wurzel eines Bruches entspricht, dessen Zähler dem Rauminhalt und dessen Nenner der Ludolph'schen Zahl gleicht[1]).

Haben ein Cylinder und ein Prisma die gleiche Höhe und Grundflächen derselben Grösse, so besitzt jener eine kleinere Oberfläche, als dieses[2]). Der Satz gilt nicht bloss für das senkrechte Prisma, sondern für alle Prismen überhaupt, weil das senkrechte Prisma eine kleinere Oberfläche, als das schiefe von gleicher Höhe und gleich grosser Grundfläche[3]) und das gleichflächige eine kleinere, als das ungleichflächige darbietet[4]). Verwandelt sich also z. B. elliptisches Zellgewebe durch Druck der Nachbartheile in prismatisches oder parenchymatisches, so wächst die Oberfläche verhältnissmässig, indem der Rauminhalt abnimmt. Dasselbe wiederholt sich, wenn die kugeligen Bildungszellen in sogenannte sechseckige während der Ausbildung der Horn-, der Pigmentzellen u. dgl. übergehen, vorausgesetzt, dass nicht zugleich neue Wachsthumserscheinungen den Rauminhalt und die Oberfläche in anderer Weise vergrössern. Man kann aber dann immer noch behaupten, dass das Polyëder eine grössere Gesammtoberfläche, als eine Kugel von gleichem Rauminhalte darbietet.

Da von allen geraden Prismen gleicher Höhe, derselben Grösse der Gesammtoberfläche und regelmässiger Gestalt der Grundfläche dasjenige den grössten Rauminhalt einnimmt, dessen Basis die grösste Seitenzahl besitzt, so folgt wiederum, dass in dieser Hinsicht der Cylinder alle gerden Prismen von derselben Höhe und derselben Grundflächengrösse übertrifft[5]).

---

1) Siehe Schellbach, Mathematische Lehrstunden. Berlin, 1860. 8. S. 24. 25.

2) Lhuilier a. a. O. S. 111.

3) Lhuilier a. a. O. p. 109.

4) Lhuilier ebendaselbst p. 110.

5) Lhuilier a. a. O. p. 112.

Der Würfel und das Quadrat verhalten sich zu den Parallelepipeden und den nicht quadratischen Vierecken und dem Parallelogramm in ähnlicher Weise, wie die Kugel und der Kreis zu den ihnen entsprechenden runden Gestalten. Der Würfel besitzt unter allen rechtwinkeligen Parallelepipiden gleichen Rauminhaltes die kleinste Oberfläche und umgekehrt das grösste Volumen bei gleicher Gesammtoberfläche[1]). Dasjenige Parallelepiped, das auf einer quadratischen Grundfläche steht, hat die kleinste Gesammtoberfläche unter allen rechtwinkeligen derselben Höhe und der gleichen Grundflächengrösse[2]). Ein gerades Parallelepiped bietet dieselbe Eigenthümlichkeit gegenüber dem schiefen dar[3]). Ebenso wiederholen sich hier ähnliche Sätze, als früher für die Prismen, insofern, als die Gleichheit der Flächen oder der körperlichen Winkel Begünstigungsmittel der Grösse des Rauminhaltes oder der Kleinheit der Oberfläche unter sonst gleichen Verhältnissen der Parallelepipide abgeben[4]). Alle diese Sätze werden sich vorzugsweise auf einzelne Pflanzengewebe z. B. das mauerförmige Zellgewebe mit Erfolg anwenden lassen. Da dasselbe von den Pyramiden und den Kegeln kaum gelten dürfte, so übergehe ich die Maximum-Minimum-Eigenthümlichkeiten dieser Körper[5]).

Die Ansicht, dass die Wandungen der Binnenzellen unter Erreichung grösster Massenersparniss hergestellt werden, bewährt sich in der Wirklichkeit nicht[6]).

Da die Gestalten mancher Spindelzellen mit denen der kegelförmigen Spindel, d. h. der Vereinigung zweier geraden und gleichen, mit ihrer Grundfläche verbundenen Kegel mehr oder minder übereinstimmen, so dürfte hin und wieder ein hierher gehörender isoperimetrischer Satz seine Anwendung auf jene Gebilde finden. Die Kegelspindel der oben erwähnten Art hat die kleinste Oberfläche für einen gegebenen Rauminhalt, wenn sich die Höhe eines jeden Kegels zu dem Halbmesser der Grundfläche wie die Diago-

---

1) Lhuilier a. a. O. p. 77.

2) Ebendas. p. 77.

3) Ebendas. p. 76.

4) Ebendas. p. 78—80.

5) Siehe über sie Lhulier a. a. O. p. 115. 2 Bde.

6) Siehe das Nähere in der physikalischen Untersuchung der Gewebe. S. 136—138.

nale eines Quadrates zu einer der Seiten desselben verhält[1]). In ähnlicher Weise besitzt das reguläre Quadratoctaëder den grössten Rauminhalt in Bezug auf die Oberfläche, wenn man es mit anderen dieser viereckigen Grundfläche angehörenden Doppelpyramiden vergleicht[2]).

Die Flächen liefern eine Reihe von Sätzen, die denen der Körper ähnlich sind. Der Kreis tritt dann an die Stelle der Kugel, das Quadrat an die des Würfels und das Polygon an die des Polyëders.

Der Kreis besitzt die verhältnissmässig grösste Fläche für dieselbe Peripherie und die kleinste Peripherie für dieselbe Oberflächengrösse[3]). Das Gleiche wiederholt sich für den von einer Sehne, also auch einem Halbmesser begrenzten Kreisabschnitt[4]). Ebenso gehört der Kreisbogen zu denjenigen Curven, welche die kürzeste Linie zwischen zwei senkrechten Grenzordinaten und der Abscisse bei gegebenem Flächeninhalte bilden können[5]). Endlich hat unter allen geradlinigen Figuren, deren Seiten an Zahl und Grösse gegeben sind, diejenige den grössten Inhalt, die sich in den Kreis einschreiben lässt[6]).

Von den sämmtlichen geradlinigten ebenen Figuren derselben Seitenzahl und des gleichen Flächeninhaltes besitzt diejenige die kleinste Summe der Begrenzungslinien, deren Seiten unter einander gleich sind und umgekehrt[7]). Dem entsprechend ist unter allen Polygonen derselben Seitenzahl und des gleichen Perimeters das reguläre das grösste[8]). Das auch in Geweben vorkommende

1) Lhuilier a. a. O. p. 144.

2) Ebendas. p. 145.

3) Ebendas. p. 8.

4) Ebendas. p. 36.

5) Siehe z. B. das Nähere bei Strauch a. a. O. Bd. II. S. 475—481.

6) Lhulier a. a. O. p. 5.

7) Ebendas. p. 6.

8) Ebendas. p. 2. Eine Uebersicht der wichtigsten in seinem besonderen Werke behandelten isoperimetrischen Sätze gibt Lhuilier in seinem Abrégé de l'isopèrimetrie élémentaire in S. Lhuilier Polygonometrie ou de la mésure des figures rectilignes. Genève et Paris 1789. 4. p. 103—124. Vgl. auch dessen Principiorum calculi differentialis et integralis expositio elementaris. Tübingen 1795. 4. p. 274—280 und z. B. von Elementarwerken A. M. Legendre, Die Elemente der Geometrie. Uebersetzt von A. L. Crelle. Berlin 1822. 8. S. 158—168.

Quadrat und das gleichseitige Sechseck, dessen Seite also dem Halbmesser des umschriebenen Kreises gleicht, gehören in diese Kategorie.

Mikrometrische Messungen werden entschieden, wenn Formen, welche diesen isoperimetrischen Flächensätzen entsprechen, hergestellt sind und wenn nicht. Ein eigenthümlicher Umstand kann aber zu der Vermuthung führen, dass einzelne jener Gestalten nicht ganz selten vorkommen.

Plateau[1]) und vorzugsweise Lamarle[2]) erläuterten die dem beständigen Gleichgewichte entsprechenden Formverhältnisse dünner flüssiger Blätter, die man z. B. durch Eintauchen von Drahtnetzen in eine Mischung von Glycerin und Seifenlösung erhalten kann. Lamarle findet, dass dann die Summe der Blätteroberflächen ein Kleinstes und die Fläche jeden Blattes ein Kleinstes innerhalb der dieselbe umschreibenden Grenzen ist[3]). Die mittlere Krümmung besitzt einen unveränderlichen Werth in jedem Punkte eines und desselben Blattes. Sie gleicht Null, wenn die äussern Drucke beiderseits gleich, erscheint dagegen sonst ihrem Unterschiede proportional[4]). Kommt auch die Entstehungsweise flüssiger Blätter auf die oben erwähnte Weise, die diesen Ableitungen zum Grunde liegt, fast nie in Pflanzen oder Thieren vor, so werden sich doch hier wahrscheinlich oft genug ähnliche Bedingungsglieder anderer Art einfinden, die zu ähnlichen Maximum-Minimum-Ständen führen.

Da die Schraubenlinie eine gerade Linie für jeden ihrer Umgänge bei der Abwickelung der Oberfläche eines Kreiscylinders in eine Ebene gibt, so folgt, dass sie zwei Punkte auf kürzestem Wege auf der Cylinderfläche verbindet[5]). Liegen diese in einer der Achse parallelen Geraden, so vereinfacht sich die Schraubenlinie zu einem Theile von dieser. Sie erhält die Form eines Kreis-

1) J. Plateau, Mémoires de l'Académie de Belgique Tome XXXIII. Bruxelles 1861. 4. p. 1—46. und Tome XXXVI. 1867. 4. p. 3—66.

2) E. Lamarle, Ebendaselbst Tome XXXV. 1865. 4. p. 3—104. Tome XXXVI. 1867. 4. p. 3—165.

3) Lamarle a. a. O. Tome XXXV. p. 3.

4) Lamarle, Ebendaselbst p. 4.

5) Die mittelst der Variationsrechnung möglichen Herleitungen für den Kreis —, den eliptischen und den parabolischen Cylinder, siehe bei Strauch a. a. O. Bd. II. S. 3—49355. Eine elementare Herleitung findet sich bei Schellbach, a. a. O. S. 137. 138.



bogens, wenn die zwei Punkte in dem Umkreise eines der Grundfläche parallelen Kreisschnittes oder in jener selbst liegen, und die eines Kreises, wenn die zwei Punkte zu einem verschmolzen sind und ein vollständiger Umgang von und zu diesem stattfindet. Die durch einen geneigten Schnitt erzeugte Ellipse kann auch noch hierher insofern gerechnet werden, als man jede Hälfte derselben als ein Bogenstück einer Schraubenlinie ansehen darf. Alle diese Formen können bei der Zellensaftrotation der Gewächse als Bahnen und in den spiralförmigen Bildungen der Pflanzen und der Thiergewebe, als in stabilem Gleichgewichte festgehaltene Gestalten vorkommen. Das Ansteigen derselben lässt sich ausserdem als das Resultantenergebniss einer wagerechten und einer senkrechten Kraft ansehen, deren wechselseitige Wirkungsgrösse durch den Erhebungswinkel der Schraubenlinie gemessen wird. Der Kreisring zeigt dann an, dass die senkrechte und der der Cylinderachse parallele Stab, dass die wagerechte Wirkung geschwunden ist. Man hat daher auch z. B. das Erstere bei der ringförmigen Verholzung und den einen oder den andern Fall bei der selbständigen Quer- oder der Längsstreifung der Gewebe.

Soll eine Strömung in dem Innern einer Hohlkugel auf kürzestem Wege zwischen zwei Punkten vor sich gehen, so wird ihre Bahn dem entsprechenden Bogentheile eines durch die zwei Punkte gelegten grössten Kreises gleichen[1]. Ein beliebiger Meridian erfüllt dieselbe Bedingung für einen Umdrehungskörper. Alle Bewegungen, welche durch Kräfte erzeugt werden, die das Bewegliche auf irgend einer Fläche erhalten, folgen der kürzesten Linie auf dieser Fläche. Die Zellensaftrotation liefert Belege für alle diese Fälle.

1) Siehe z. B. Strauch a. a. O. Bd. II. S. 356—364.

Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen.

II. Mittheilung.

Die Fermentbildung in den Drüsen.

Von

Dr. **Moritz Nussbaum,**
Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut zu Bonn.

Hierzu Tafel VI.

Eine im Archiv für die gesammte Physiologie Bd. XVI, pag. 105 sqq. erschienene Arbeit Grützner's veranlasste mich, die meinen Ansichten über den Ort und die Art der Fermentbildung zu Grunde gelegten Versuche zu wiederholen und durch Auffindung neuer Thatsachen eine breitere Basis für meine Schlussfolgerungen zu gewinnen.

Wie man sich erinnern wird, hatte ich angegeben, dass nach v. Wittich's Methode dargestellte Fermente in Ueberosmiumsäure sich schwärzen und diese Fähigkeit nach Einwirkung der Siedehitze einbüssen. — Man hätte mir den Einwurf machen können, was von gegnerischer Seite jedoch nicht geschehen ist, die Darstellung nach v. Wittich'scher Methode sei nicht ausreichend zur möglichst exacten Isolirung der Fermente, und die mit der Zerstörung der fermentativen Eigenschaft durch die Siedehitze parallel gehende Aufhebung der Reaction gegen Ueberosmiumsäure sei eine zufällige, auf irgend welcher Zersetzung eines nicht näher characterisirten Körpers beruhende. Deshalb war es nöthig an einem möglichst rein dargestellten Ferment von Neuem die Reaction zu prüfen.

Dialysirte Pepsinlösung, welche sich auf Zusatz von salpetersaurem Silber und Platinchlorid nicht mehr trübte, verhielt sich nun folgendermassen.

Die eben dargestellte Lösung wurde durch Ueberosmiumsäure tiefbraun gefärbt. Nach vier Tagen hatte sich die verdauende Kraft der Lösung bedeutend verringert: eine Probe färbte sich mit

Ueberosmiumsäure nur leicht gelb. Als nach zehn Tagen die peptonisirende Wirkung gänzlich geschwunden war, blieb die Lösung auf Zusatz von Ueberosmiumsäure ganz hell und klar.

Somit unterliegt es keinem Bedenken in Drüsen mit fermentirenden Secreten solche Gruppen von Zellen als Fermentbildner anzusprechen, die sich bei Behandlung mit Ueberosmiumsäure schwärzen, während die übrigen Zellen dieser Drüse ungefärbt bleiben. Weiterhin darf dann auch — eine gleiche Behandlung der Präparate vorausgesetzt — aus der verschiedenen Intensität der Färbung zweier Drüsen auf ihren relativen Gehalt an Ferment geschlossen werden.

Nunmehr werden Grützner's Einwände zu widerlegen sein, die sich bequem in zwei Categorien ordnen lassen:

1) Es gibt Drüsen ohne fermentirende Secrete, und auch andere Organe, die sich intensiv in Ueberosmiumsäure schwärzen.

2) Zwischen dem Fermentreichthum der Drüsen und der Intensität der Färbung ihrer Zellen durch die Ueberosmiumsäure besteht keine durchgreifende Congruenz.

Ich werde diese Einwände der Reihe nach durchgehen und ihre Hinfälligkeit nachweisen.

Ad I, hatte ich selbst angegeben, dass ausser Fermenten noch sehr viele andere Körper auf die Ueberosmiumsäure reducirend einwirken; es wäre somit keineswegs von grösserer Bedeutung, wenn Drüsen, denen nachgewiesenermassen jede Fermentbildung abgeht, in Ueberosmiumsäure sich färben, als wenn man beispielsweise von Neuem daran erinnern wollte, dass Fette sich intensiv in Ueberosmiumsäure schwärzen. Gewicht hätte erst die Auffindung einer Drüse mit evidentem Fermentgehalt und gleichzeitigem Indifferentismus gegen Ueberosmiumsäure.

Doch hat der sub I bezeichnete Einwand noch eine andere Seite. Es soll nämlich das von mir auf Grund verschiedener Thatsachen in der Kaninchensubmaxillaris und in den gleichnamigen Speicheldrüsen mehrerer Wiederkäuer behauptete Vorkommen von Ferment so minimal sein, dass man diese Drüsen nicht als Fermentbildner ansprechen dürfe, und die intensive Färbung bestimmter Zellencomplexe in diesen Drüsen einem anderen Körper als grade einem Ferment zuschreiben müsse. Halten wir vorläufig daran fest, dass in ganz bestimmten Zellgruppen dieser Drüsen die Schwärzung nach Einwirkung von Ueberosmiumsäure

eintreten kann, während sie in anderen, ebenfalls genau zu characterisirenden und bestimmt gelagerten Zellcomplexen regelmässig ausbleibt, und bestimmen wir einmal quantitativ, beispielsweise an der Unterkieferspeicheldrüse des Rindes, was eine von diesen Drüsen fermentativ zu leisten vermag.

Von einer frisch aus dem Schlachthause bezogenen Glandula submaxillaris eines Ochsen werden 20 gr. grob zerkleinerter Substanz eine Stunde lang mit 100 ccm. einer 2 % Kleisterlösung bei 18° C. digerirt; die Kleisterlösung bleibt nach Entfernung der Drüsen noch weitere 23 Stunden bei derselben Temperatur stehen und enthält nach Ablauf dieser Zeit 0,45 gr. Zucker (durch Titrirung mit Quecksilbercyanid nachgewiesen). Jod bringt in der Lösung keine Bläuung mehr hervor.

Von derselben Drüse werden 50 gr. grob zerkleinert und 24 Stunden lang in 100 ccm. schwach alkalischen Wassers bei 18° C. digerirt. 10 ccm. dieses Extractes zu 90 ccm. einer 2 % Kleisterlösung zugesetzt, verändern dieselbe innerhalb 24 Stunden bei 18° C. soweit, dass mit Quecksilbercyanid 0,125 gr. Zucker darin nachgewiesen wurde und Jod keine Bläuung mehr hervorbrachte.

Der Rest der Drüse (80 gr.) wird grob zerkleinert mit 100 Cbc. Glycerin vier Tage lang bei 18° C. extrahirt. 10 ccm. dieses Extractes zu 90 ccm. einer 2 % Kleisterlösung gebracht, setzen diese innerhalb 24 Stunden bei 18° C. soweit um, dass 0,1 gr. Zucker darin nachgewiesen werden konnten; doch trat auf Zusatz von Jod noch intensive Bläuung ein. — Dieses Extract hatte demgemäss am schwächsten gewirkt. Ein kleines Stück der frischen in Ueberosmiumsäure erhärteten Drüse zeigte die in meiner ersten Mittheilung beschriebene Schwärzung der protoplasmareichen Zellen in den Alveolen.

Des Vergleiches halber sei hier erwähnt, dass auf Zusatz von 5 ccm. menschlichen Speichels zu 95 ccm. 2 % Kleisterlösung nach 24 Stunden in einer Temperatur von 18° C. 0,5 gr. Zucker nachgewiesen werden konnten und nach dieser Zeit Jod im Gemisch keine Bläuung mehr hervorbrachte.

Lässt sich aus diesen Daten nun auch kein directer Schluss auf die Intensität der fermentativen Thätigkeit der Rindersubmaxillaris ziehen, so ist jedenfalls soviel sicher, dass verschiedenen Arten von Extracten derselben Drüse verschiedene Intensität der

Wirkung zukommt, dass aber in der Drüse selbst mehr als Spuren von Ferment enthalten sein müssen. Ausserdem habe ich mich öfters davon überzeugt, wie ich dies auch früher angegeben habe, dass wenn überhaupt in den Zellen der Alveolen eine Schwärzung durch Ueberosmiumsäure eintrat, jedesmal schon nach fünf Minuten langer Digestion eines Stückes der Drüse mit Kleister die Trommer'sche Probe mit Erfolg anzustellen war. Dabei will ich aus meinen früheren Beobachtungen nochmals das Verhalten einer Rindersubmaxillaris hervorheben, deren Extracte sich unwirksam zeigten und deren Drüsenzellen sich in Ueberosmiumsäure nicht geschwärzt hatten. Hierin kann möglicherweise der Schlüssel für die von Grützner gegebene Negirung jeder Fermentbildung in dieser Speicheldrüse gegeben sein.

Nachdem ich an einem Beispiel meine früheren Angaben zahlenmässig belegt habe, halte ich das über Speicheldrüsen in meiner ersten Mittheilung Gesagte auch weiterhin aufrecht und gehe dazu über, das zweite Bedenken Grützner's — mehr gegen die Art der Fermentbildung gerichtet — an der Kaninchensubmaxillaris und den Pepsindrüsen zu prüfen. Die Kaninchensubmaxillaris hier abzuhandeln fühle ich mich deshalb berechtigt, weil in dieser Drüse, sobald sich gewisse Zellen der Alveolen in Ueberosmiumsäure schwärzen, immer Ferment nachzuweisen ist; diese Eigenschaften bedingen einander so sehr, dass die eine ohne die andere nie angetroffen wird; fehlt die eine, so wird man auch die andere nicht finden. Aus einer Drüse, deren Alveolen die characteristische Schwärzung in Ueberosmiumsäure erfahren haben, ist stets soviel Ferment zu gewinnen, dass Kleister innerhalb fünf Minuten in Zucker umgesetzt wird; die Zuckerbildung bleibt aus, wenn die Alveolen in Ueberosmiumsäure nicht geschwärzt wurden. Wenn man das Vorkommen von Ferment überhaupt leugnet, wird man naturgemäss im Gehalt an diesem Körper keine quantitativen Unterschiede auffinden können; es hat somit nichts Befremdendes, wenn Grützner aus ruhenden und gereizten Drüsen dieselben mikroskopischen Bilder erhält. Man kann aber, wie dies oben an der Unterkieferspeicheldrüse des Rindes gezeigt wurde, in Grundlage verschiedener Extractionsmethoden über den Fermentgehalt einer Drüse verschiedener Meinung sein. Was nun den Ausdruck „ruhende“ und „gereizte“ Drüse anbelangt, so trifft er nicht ganz das Richtige. Die Schwärzung und der Fermentgehalt erreichen

ein Maximum in einer kurze Zeit gereizten Drüse; sie fehlen erst in dem überreizten Organ. Demgemäss möchte ich den „thätigen" und den „ermüdeten" Zustand einander gegenüberstellen. Es kommt nämlich nicht darauf an, dass die Drüse gereizt, sondern dass ihr durch die Reizung das Ferment wirklich entzogen wurde.

Dass diese Zustände aber in der That wesentlich von einander verschieden sind, hoffe ich durch die beigegebenen Figuren 1 und 2 illustriren zu können. Die Zeichnungen sind genau mit dem Prisma copirt; die Präparate hatten gleich lange in Ueberosmiumsäure gelegen. Figur 3, ebenfalls mit dem Zeichenprisma aus dem der Figur 1 zu Grunde gelegten Präparat copirt, zeigt nochmals den Zusammenhang der Alveolen mit den Speichelröhren, wie ich ihn in meiner ersten Publication aus einem Schnitte durch eine fermentfreie Drüse in Figur 2 Taf. XLIII dargestellt hatte. Hier in diesem Präparat gingen die Alveolen direct und ohne Dazwischenkunft eines ungefärbten Schaltstückes in die Speichelröhre über, wie ich es an dem zur Herstellung der Figur 1 meiner ersten Publication benutzten Präparat gesehen habe.

Zur weiteren Erläuterung diene Folgendes. Die an der Einmündung in das Speichelrohr c gelegenen und intentiv geschwärzten Zellen b der Alveolen in Figur 3 entsprechen den gleichmässig geschwärzten und, wie man leicht sieht, in die Mosaik der Alveolen genau eingreifenden Zeichnungen der Figur 1. Vergleicht man Figur 1 und 2, so fällt vor Allem in Figur 2 der Mangel der characteristischen geschwärzten Stellen auf; ausserdem sind die Zellen der Alveolen kleiner als in Figur 1. Was nun den Fermentgehalt der Drüsen angeht, von denen diese Präparate gewonnen wurden, so hatte ein kleines Stück der zu Figur 1 gehörigen Drüse nach fünf Minuten langer Digestion bei Körpertemperatur Kleister in Zucker umgesetzt; während die zu Figur 2 gehörige Drüse auch nach 2 Stunden langer Digestion mit Kleister noch keinen Zucker gebildet hatte. Ausdrücklich hebe ich nun noch hervor, dass die erste Drüse blutarm und gelblich von Farbe, die zweite dagegen blutreich blassroth gewesen, um dem Einwand zu begegnen, es sei durch grösseren Blutgehalt die Verschiedenheit in der Wirkung herbeigeführt worden. In anderen Versuchen habe ich mich ausserdem davon überzeugt, dass eine fermentarme und blutreiche Drüse selbst nach 24stündigem Liegen in feuchtem Raume nicht innerhalb fünf Minuten Kleister in Zucker umsetzen kann.

Was nun den einen Versuch Grützner's, die directe Gewinnung des Submaxillarspeichels, anlangt, so muss ich bekennen, dass es mir nicht gelungen ist, nach der beschriebenen Methode eine Canüle in den Gang einzubinden. Ich kenne die Bedingungen, welche auch hier ein negatives Resultat herbeiführten, zu wenig, um mir ein positives Urtheil bilden zu können.

Keinesfalls ist die Methode gut, da sich nach einiger Zeit, wie dies schon Heidenhain angegeben, in der freigelegten Drüse ein mächtiges Oedem entwickelt, welcher Zustand nach meinen Erfahrungen in der Niere dann einzutreten pflegt, wenn die Secretionszellen nicht mehr functioniren.

Was nun die Magendrüsen anlangt, so befinden Grützner und ich uns nur in dem einen Punkte in Uebereinstimmung, dass in den ersten Stunden der Verdauung sich die „Belegzellen" in Ueberosmiumsäure intensiver schwärzen, als während jeder anderen Phase der Verdauung. Dagegen sollen meinen Behauptungen entgegen: die Hauptzellen das Pepsin bilden und der Reichthum an Ferment während des Hungerzustandes ein maximaler sein. Es wäre demgemäss die Reaction gegen Ueberosmiumsäure geradezu der umgekehrte Ausdruck des thatsächlichen Verhaltens.

Dass die Hauptzellen das Pepsin nicht bilden, glaube ich in meiner ersten Mittheilung scharf genug nachgewiesen zu haben. Die Hauptzellen und die ihnen gleiche Formation in den Drüsenschläuchen des Pylorus sind Nichts weiter als Schleimzellen von demselben Habitus und denselben physiologischen Zustandsänderungen, wie beispielsweise die Schleimdrüsen der Zunge, von denen Herr Hebold, der sich im hiesigen anatomischen Institut auf meine Veranlassung mit diesen Drüsen beschäftigt hat, demnächst berichten wird. Vom vergleichend histologischen Standpunkt aus ist auch keine einzige Zellform, bei der die fermentative Thätigkeit zweifellos ist, aufzufinden, die auch nur die entfernteste Aehnlichkeit mit den „Hauptzellen" in den Labdrüsen der Säugethiere hätte. Alle gleichen sie den „Belegzellen". Ich erinnere an die Drüsenzellen im Labmagen der Vögel, im Magen der Amphibien und Fische, im Oesophagus der Frösche. Was nun die „Belegzellen" auch weiterhin als Fermentbildner characterisirt ist der Umstand, dass sie in ihrem feineren Bau durchaus mit anerkannt fermentbildenden Drüsenzellen übereinstimmen. Es ist nämlich für alle von mir untersuchten und hier in Frage kommenden ferment-

bildenden Drüsenzellen characteristisch das Vorkommen von distincten Granulis in den Zellen, die sich nicht allein in Ueberosmiumsäure schwärzen, sondern auch, wie dies an manchen Objecten leicht nachzuweisen gelingt, nach dem jeweiligen Gehalt an Ferment vermehren oder verringern. Des Vergleiches halber sind Drüsenzellen vom Pankreas, vom Säugethiermagen, dem Magen eines Triton und vom Oesophagus des Frosches abgebildet worden, auf die dann unten näher eingegangen werden soll. In keiner einzigen dieser Drüsenformation wird man die groben Granula, die sich in Ueberosmiumsäure sehr gut erhalten, vermissen. Wo also in einer Drüse, wie im Pankreas oder in den Labdrüsen der Vögel, Amphibien und Fische, nur eine Zellform vorkommt, gleicht diese immer den Belegzellen.

Nachdem sich Swiecicki und Partsch davon überzeugt hatten, dass der Oesophagus mehr Pepsin enthalte als der Magen des Frosches, benutzten sie die Aehnlichkeit der Fundusdrüsenzellen des Frosches mit den „Belegzellen" der Säuger dazu, dieser Zellform die Säurebildung zu übertragen und zwar mit gewissem Recht, da in der That erst im Magen des Frosches die Säure gebildet wird. Doch bedachten Beide dabei nicht, dass durch diesen Vergleich Nichts gewonnen sei, die von ihnen behauptete Pepsinbereitung in den „Hauptzellen" der Säugethiere wahrscheinlicher zu machen. Es ist richtig, dass die „Belegzellen" den Drüsenzellen im Froschmagen ähnlich sind; doch gleichen darum keineswegs die „Hauptzellen" den nachgewiesenermassen pepsinbildenden Drüsenzellen im Oesophagus des Frosches.

Infolge des Umstandes, dass das im Oesophagus der Frösche ausgeschiedene Pepsin in den Magen ergossen wird, kann naturgemäss das Vorhandensein von Pepsin in der Magenschleimhaut die Bildung des Ferments an dieser Stelle nicht beweisen, wenn nicht Magen und Oesophagus längere Zeit von einander künstlich getrennt waren.

Im Laufe dieses Winters an mindestens drei Monate lang hungernden Exemplaren von Rana esculenta angestellte Versuche haben zwar wegen des zu frühen Zugrundegehens der operirten Thiere diese Frage nicht definitiv zum Abschluss gebracht; doch auch keineswegs die Möglichkeit der genuinen Pepsinbereitung im Magen der Frösche ausgeschlossen. Ich verfuhr dabei auf folgende Weise.

Durch eine Bauchwunde wurde der Magen hervorgezogen und dicht unterhalb der Cardia vom Oesophagus durch einen Cirkelschnitt getrennt; das untere Ende des Oesophagus zugeschnürt und in die Bauchhöhle reponirt. Die in die Bauchwunde eingenähte künstlich geschaffene Magenöffnung benutzte ich zur täglich erneuten Einführung von kleinen frischen Muskelstücken oder Schwämmchen. Nachdem fünf Tage lang jedesmal die eingeführten Muskelstücke durchscheinend und gallertig geworden waren und das in den Schwämmchen aufgefangene saure Secret des Magens gekochtes Fibrin in 0,1 % Salzsäure bei 16° C. verdaut hatte, wurde am 6. Tage die Magenschleimhaut wulstig und geröthet; sie reagirte nicht mehr sauer. Die Fistelöffnung benarbte sich nicht, sondern unter zunehmendem Collaps crepirten alle operirten Frösche am 8. bis 10. Tage.

Da nun bis zu dem Zeitpunkte, wo die saure Reaction der Magenschleimhaut aufhörte, immer Pepsin vorhanden gewesen war, so ist es denkbar, dass durch eine krankhafte Veränderung der Schleimhaut die Funktion ihrer Zellen sistirte. Es ist demgemäss erforderlich, ehe man endgültig sich für die Bildung oder Nichtbildung des Pepsins in dem Froschmagen entscheiden kann, die Thiere längere Zeit am Leben zu erhalten und die Fistelöffnung wirklich zur Benarbung zu bringen. Dann mag sich ein normaler Zustand wieder ausbilden und neben der unzweifelhaften Säurebildung auch die Pepsinbereitung im Froschmagen erwiesen werden können. Diese Eventualität gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, dass vom 6. Tage nach der Operation auch kein saures Secret mehr gewonnen werden konnte.

Zur Entscheidung der weiteren Frage, die mir übrigens von grösserer Wichtigkeit zu sein scheint, ob in der That während des Hungerzustandes der Fermentgehalt einer Schleimhaut ein maximaler sei, werde ich unten nochmals auf die colorimetrische Methode zurückkommen müssen, auf Grund deren Grützner an seiner Behauptung festhält, der Pepsingehalt sei während des Hungerzustandes in der Fundusschleimhaut des Säugethiermagens ein maximaler. Dies hiesse aber Nichts weiter, als die während der Ruhe fertig gebildeten wesentlichen Secretbestandtheile werden durch den Reiz der eingeführten Nahrung vermittels eines gefügig vermehrten Blutstromes einfach ausgewaschen. Wo aber immer eine Drüse während ihrer Thätigkeit beobachtet wurde, nahmen nicht

allein die Zellen an Grösse zu, sondern mehrten auch characteristische Einlagerungen, die zum wesentlichsten Bestandtheil des Secrets in Beziehung gebracht werden konnten; so dass das Wesen der Secretion nicht in der Ausstossung, sondern in der Bildung des Secretes unter dem Einflusse des Nervensystems besteht. Abgesehen von den Studien Heidenhain's über die Bildung des Zymogens im Pankreas, wo ebenfalls die Drüsenzellen während einer Phase der Verdauung und nicht im Hungerzustande am grössten sind, erlaube ich mir nochmals auf die von mir beschriebenen Verhältnisse im Oesophagus des Frosches zurückzukommen, zumal ich auch hier auf Widerspruch gestossen bin. Herr Partsch, der nach mir die Drüsen im Oesophagus des Frosches untersucht hat, konnte sich von dem Vorhandensein der Granula in den Drüsenzellen nicht überzeugen; er hat an Winterfröschen gearbeitet; doch kommen sie — ich habe allerdings nur Erfahrungen aus dem milden diesjährigen — auch im Winter darin vor und sind von den Eigenschaften, wie ich sie früher mitgetheilt: die Granula conserviren sich gut in Ueberosmiumsäure, während sie an Alkoholpräparaten derart schrumpfen, dass sie als solche nicht mehr zu erkennen sind. Die mangelhafte Ausführung der meiner ersten Mittheilung beigegebenen Figur bestimmt mich, dieselbe nochmals beizugeben, um die gewaltigen Veränderungen in den Zellen, während der verschiedenen Phasen der Verdauung augenfällig zu demonstriren. Die körnige Innenzone der Zellen bei b nimmt während der Verdauung an Grösse zu, c, und schwindet, wenn die Drüsen längere Zeit abnorm gereizt worden waren, a.

Ueber den Pepsingehalt des Oesophagus vieler Batrachier haben kurz nach einander in Heidenhain's Laboratorium mit der colorimetrischen Methode Grützner's, Heliodor von Swiecicki und Carl Partsch messende Versuche angestellt und sind dabei zu ganz entgegengesetzten Resultaten gelangt. Während Swiecicki (Pflüger's Archiv Bd. XIII) im Oesophagus von Hyla arborea, Bufo variabilis und einigen Tritonen bei Weitem mehr Pepsin findet als im Magen dieser Thiere, spricht Partsch (Dieses Archiv Bd. XIV.) demselben Organ bei den Repräsentanten derselben Species jede Pepsinbildung ab. Uebrigens ist die Freude des Herrn Partsch, in mir einen Complicen der Irrthümer Swieciki's gefunden zu haben, ebenso unberechtigt, als die Insinuation einer „vollkommenen" Bestätigung der Angaben

Swiecicki's von meiner Seite. Es ist, soweit ich weiss, Sitte, nur solche Worte und Sätze gelegentlich der Discussion einer Arbeit in Apostrophe zu bringen, die in dieser Arbeit wirklich gebraucht worden waren. Ich habe dies incriminirende Wort nun nirgends drucken lassen; man wird aber auch aus meinen Angaben vergebens eine „vollkommene" Bestätigung herauslesen wollen, da ich für meinen Zweck es ausreichend fand, das Verhalten des Oesophagus des Frosches eingehend zu studiren und demgemäss auch ausschliesslich über dieses Organ berichtet habe. Wo ich über meine Beobachtungen rede, wird man immer die Drüsen im Oesophagus des Frosches namhaft gemacht finden.

Wohl gestehe ich, die Angaben Swiecicki's für glaubwürdig gefunden zu haben; da die Arbeit unter Grützner's Leitung aus Heidenhain's Laboratorinm hervorgegangen war, und die Nachuntersuchung eines zufällig aus der gegebenen Zahl herausgegriffenen Objectes die gemachten Angaben im Wesentlichen bestätigte. Meine erste Mittheilung stellt keine Monographie des Vorderdarms der Amphibien dar; ich durfte mich damit begnügen, am Oesophagus des Frosches den Vorgang der Pepsinbildung verfolgt zu haben.

Wenn man den vorletzten Absatz der Arbeit Swiecicki's aufmerksam liest, wird man eine Angabe über die histologischen Verhältnisse des Oesophagus der neben dem Frosch auf den Pepsingehalt ihres Vorderdarms untersuchten Batrachier vermissen. Die Stelle lautet: „Zum Schlusse führe ich noch an, dass ich im Wesentlichen dieselben Verhältnisse hinsichtlich der Pepsinbestimmung, die ich jetzt bei Fröschen besprochen, auch bei einigen anderen Batrachiern (Pelobates fuscus, Hyla arborea, Bufo variabilis und einigen Tritonen) gefunden habe. Ich constatirte nämlich, dass auch bei diesen Thieren die Pepsinmenge im Oesophagus stets bei Weitem grösser war, als im Magen." Als nun Partsch sich davon überzeugt hatte, dass der Oesophagus der oben angeführten Batrachier gar keine Drüsen enthalte, konnte er mit derselben Grützner'schen Methode den Nachweis führen, dass „der Pepsingehalt im Magen stets grösser war, als im Oesophagus". Partsch bekennt, dass ihm der Widerspruch nicht ganz erklärlich sei. Da aber beide Anschauungsformen mit denselben Hülfsmitteln der Untersuchung gewonnen sind, so klärt sich vielleicht Alles, wenn wir nochmals die colorimetrische Methode auf ihre Zuverlässigkeit

prüfen. Hierzu bin ich durch die gegen meine früheren Bedenken gerichteten Einwände Grützner's verpflichtet.

Auch diesmal habe ich die Methode nicht practisch geprüft, die darin besteht, dass man kleine Quantitäten in Carmin gefärbten Fibrins mit dem zu prüfenden Extract in kleinen Salzsäuremengen verdaut und dann aus dem früher oder später eintretenden, zahlenmässig bestimmten Grad der Röthung den relativen Gehalt an Pepsin bestimmt. — Da es sich bei der Frage nach dem Reichthum des Magenfundus an Pepsin während des Hungerns und der Verdauung um eine zwei- bis dreifache Vergrösserung des beobachteten Minimum handeln soll, so darf die Fehlergrenze der Methode naturgemäss diesen Werth nicht übersteigen.

Zufolge der von Grützner gegebenen Erklärung bleibt für die Kritik seiner Methode nur ein Angriffspunkt, die Versuche 3 und 4 auf Seite 43 und 46 der mehrfach citirten Monographie. In diesen sind die drei Arten von Extracten der Magenschleimhaut eines Thieres an verschiedenen Tagen zu vergleichenden Pepsinbestimmungen mit zwei Reihen anderer Magenschleimhäute benutzt worden. Die Versuche sind demgemäss an verschiedenen Tagen, bei verschiedener Temperatur, mit verschiedenen Quantitäten ungleich gefärbten Fibrins angestellt. Unter diesen ungleichen Bedingungen kann, wie Grützner mit Recht hervorhebt, sehr wohl an einem Tage schneller verdaut werden als am andern, so dass die Zahlen der einen Versuchsreihe nicht direct mit denen der anderen verglichen werden können. Die Farbentöne brauchen somit in gleichen Zeiten nicht dieselben zu sein. Da aber in diesem Falle ein und dieselbe Schleimhaut zu vergleichenden Versuchungen mit anderen Schleimhäuten diente, so muss man verlangen, dass wenn in den beiden Versuchsreihen eine Aenderung in der Intensität der Wirkung der einen Extractform eintritt, dieselbe oder eine nach derselben Richtung hin, sich auch bei den übrigen Extracten dieser Schleimhaut geltend mache. Dies trifft nicht zu. In Versuch 3 ist die Wirksamkeit des glycerinigen Pylorusextractes in der 17. Minute ausgedrückt durch die Zahl O—I, die des salzsauren durch III. Das salzsaure Extract hatte also vielmal stärker gewirkt als das Glycerinextract, während in Versuch 4 die beiden Extracte gleiche Wirksamkeit entfalten, beispielsweise in der 21. Minute beide den Ton IV erreichen.

Derartige Beispiele gibt es mehrere; aber ein einziges genügt zu zeigen, wie unsicher die Methode zur quantitativ vergleichenden Bestimmung ist. Wenn Extracte derselben Schleimhaut so verschiedene Resultate geben, so ist es sicher, dass die colorimetrische Methode über den wahren Gehalt einer Magenschleimhaut an Pepsin keinen sicheren Aufschluss geben kann. Die mit dieser Methode gewonnenen Resultate können demgemäss keinen weiteren Einwand abgeben gegen die von mir vertretene Ansicht über die Bildung des Pepsins. Quantitative Bestimmungen der gebildeten Verdauungsproducte haben mir ausserdem gezeigt, dass in der That während der ersten Zeit der Verdauung der Fermentgehalt grösser ist als während des Hungerns. Dabei habe ich zu meinen Versuchen grössere Quantitäten schwerer verdaulichen Eiweisses statt des rohen Fibrins benutzt und die Versuche über längere Zeit ausgedehnt, als es Grützner gethan hat.

Die Versuche, an Amphibien und Säugethieren angestellt, ergaben folgende Resultate.

Vier männliche, gleich grosse und frisch eingefangene Exemplare von Triton cristatus werden drei Tage lang ohne Nahrung gelassen. — Ich hatte mich davon überzeugt, dass die Tritonen an sonnigen Tagen Ende Februar und Anfang März eingefangen stets einen wohlgefüllten Magen aufwiesen, somit schon wieder regelmässig verdauten. — Von diesen Thieren werden zwei 12 Stunden vor Beginn des Versuchs in einen Glashafen mit Würmern zusammengebracht und mit den übrigen im Laufe desselben Vormittags getödtet. Der Magen der hungernden Tritonen ist absolut leer, der der beiden anderen prall mit Würmern gefüllt. Jeder dieser vier Magen wird mit 1 gr. gekochten und getrockneten Fibrins sorgfältig verrieben und mit 100 ccm. 0,1 % Salzsäure 24 Stunden lang bei 16° C. digerirt. Die filtrirten Gemische hatten folgendes specifische Gewicht (mit dem Piknometer bei gleicher Temperatur bestimmt): Hunger = 1006. Verdauung 1007 und 1008. Vor dem Versuch war jede der zu benutzenden Schleimhäute mit einem feinen Tuch sorgfältig abgetrocknet worden; auch war die Grösse der Magen dieselbe.

Von jedem Magen war von annähernd derselben Stelle des Fundus ein 3 □mm. grosses Stück für 2 Stunden in 1 % Ueberosmiumsäure gebracht werden. Die Zellen in den Drüsenschläuchen der gefütterten Thiere waren dunkler gefärbt als die der hungernden.

Ausserdem zeigten sich die Drüsenschläuche während der Verdauung vergrössert. Figur 6 und 7 stellen die grössten beobachteten Differenzen in der Länge von Labdrüsen hungernder und gefütterter Tritonen (Triton cristatus) dar. Die Schläuche, niedrig an der unteren Grenze der flimmernden Oesophagealschleimhaut beginnend, nehmen im Fundus an Länge beträchtlich zu, um am Pylorus zuerst mit Schläuchen, die nur Schleimzellen führen, gemischt immer flacher und flacher werdend ganz den nur über ein kleines Gebiet vertheilten Pylorusschleimdrüsen zu weichen. Somit muss man, um beim Vergleich nicht zu sehr getäuscht zu werden, immer möglichst correspondirende Stellen zweier Schleimhäute wählen. In einem Falle, ich habe recht viele Thiere auf diesen Punkt untersucht, waren aber die Schläuche in der Nähe des Pylorus noch länger als die im Fundus von hungernden Thieren.

Zwei männliche, gleich grosse, 8 Wochen alte Hunde von demselben Wurf und von 1600 resp. 1700 gr. Körpergewicht werden gut gefüttert und dann in einem mit Zink ausgeschlagenen Behälter 2 Tage lang ohne jede Nahrung gelassen. Beide werden getödtet, nachdem der eine $1^1/_2$ Stunden zuvor getränkt und mit gehacktem Pferdefleisch gefüttert worden war. Der Magen des hungernden Hundes enthielt einige Tropfen stark sauren Secrets, der andere die sauer reagirenden Speisereste und Peptone. Von den aufgespannten und mit einem Tuche abgetrockneten Schleimhäuten wird aus der Gegend des Fundus je ein einen Quadratcentimeter grosses Stück in 1 % Ueberosmiumsäure auf 2 Stunden eingelegt. Die Pepsinzellen im Magen des während der Verdauung getödteten Hundes erweisen sich bei der mikroskopischen Untersuchung grösser und bedeutend intensiver durch die Ueberosmiumsäure geschwärzt, als die des hungernden Thieres. Die Unterschiede in der Färbung sind so gross, dass sie von Unbetheiligten sofort erkannt werden. — Der Rest der Schleimhäute mit einem guten Scalpell von der unterliegenden Muskelschicht ohne Verlust getrennt, wog bei dem hungernden Thier 6 gr., bei dem anderen 7,5 gr. Jede derselben wurde mit 150 ccm. 0,1 % Salzsäure bei Körpertemperatur digerirt, und bis auf einen winzigen Rest verflüssigt, filtrirt. Von den wasserklaren Lösungen setzte ich je 60 ccm. zu 2,5 gr. längere Zeit gekochten und dann bei 38° getrockneten gleichmässig zerkleinerten Hühnereiweisses in 140 ccm. 0,1 % Salzsäure. Nach 5stündiger Digestion bei Körper-

temperatur hatte die filtrirte, neutralisirte und durch Filtration vom Neutralisationspräcipitat befreite, mit der Auflösung der Magenschleimhaut des hungernden Hundes dargestellte Peptonlösung ein spezifisches Gewicht von 1006, die andere gleich behandelte ein spezifisches Gewicht von 1007. Im Wild'schen Polaristrobometer untersucht, drehte die leichtere Flüssigkeit um 0,6°, die schwerere um 1° nach links.

In einem anderen Versuche — je 6 ccm. verflüssigter Schleimhaut, 5 gr. 7 Minuten lang gekochten Hühnereiweiss, 125 ccm. 0,1% Salzsäure — hatte nach 1 Stunde 40 Minuten das bei 38° C. digerirte und dann filtrirte Verdauungsgemisch vom hungernden Hunde ein specifisches Gewicht von 1008, das andere dagegen ein specifisches Gewicht von 1010.

In einem 3. Versuche wurden je 10 gr. frisches sorgfältig gewässertes und ausgepresstes Ochsenfibrin mit 5 gr. 6 Minuten lang gekochten Hühnereiweisses in je 250 ccm. 0,1% Salzsäure, denen je 15 ccm. der Schleimhautauflösungen zugesetzt waren, 2 Stunden lang bei Körpertemperatur digerirt und dann filtrirt.

Die neutralisirten und vom Neutralisationspräcipitat befreiten Flüssigkeiten hatten folgendes specifische Gewicht:

hungerndes Thier 1007
in der Verdauung befindliches Thier 1008.

Das bei 100° C. getrocknete Neutralisationspräcipitat aus je 100 ccm. Flüssigkeit wog

beim Gemisch vom hungernden Thier 0,050 gr.
beim andern . . . . 0,049 gr.

Somit hatte in allen Versuchen die Schleimhaut des in der Verdauung befindlichen Hundemagens stets mehr geleistet, als die des hungernden Thieres. Die Reaction gegen Ueberosmiumsäure ist also sowohl bei Amphibien als Säugethieren der getreue Ausdruck des jeweiligen Pepsingehalts, der während der Verdauung am grössten ist.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI.

Fig. 1. Aus einer 2 Stunden in Ueberosmiumsäure gelegenen Glandula submaxillaris des Kaninchens. Wirksames Extract.
a. die Alveolen; b. die Complexe geschwärzter Zellen; c. die Ausführungsgänge. (Zeiss CC. Oc. I.)

Fig. 2. Aus einer 2 Stunden in Ueberosmiumsäure gelegenen Glandula submaxillaris des Kaninchens. Unwirksames Extract.
a. die Alveolen; b. die Ausführungsgänge. (Zeiss CC. Oc. I.)

Fig. 3. Von derselben Drüse wie Fig. I.
a. die ungefärbten Zellen im Grunde der Alveolen; b. die geschwärzten Zellen am Uebergang in das Speichelrohr c. (Zeiss F. Oc. I.)

Fig. 4. Drüsen aus dem Oesophagus von Rana esculenta in Ueberosmiumsäure erhärtet.
a. aus einem 5 Stunden mit Kork gereizten Oesophagus.
b. von einem hungernden; c. von einem 5 Stunden zuvor gefütterten Thier.

Fig. 5. Drüsen aus dem untern Ende des Oesophagus von Triton cristatus, frisch. (Zeiss A. Oc. I.)

Fig. 6. Magendrüsen von einem 12 Stunden zuvor gefütterten Triton cristatus. (Zeiss A. Oc. I.) Ueberosmiumsäure.

Fig. 7. Magendrüsen von einem seit 3 Tagen hungernden Triton cristatus. Ueberosmiumsäure. (Zeiss A. Oc. I.)

Fig. 8. Querschnitt einer Labdrüse von Triton cristatus. (Verdauung.) (Zeiss F. Oc. I.)

Fig. 9. Querschnitt einer Labdrüse vom Hunde, l Lumen, s Schleimzelle, p Pepsinzelle. (Zeiss F. Oc. I.)

Fig. 10. Aus dem Pankreas eines hungernden Meerschweinchens.

Ueber einige Verbesserungen am Rivet-Leiser'schen Mikrotom[1]).

Von

Dr. **H. Reichenbach,**
Assistent am zoologischen Institut der Universität Leipzig.

Da das Rivet-Leiser'sche Mikrotom immer mehr Anklang und weitere Verbreitung findet[2]), so dürfte es gewiss nicht ohne Interesse sein, einige wesentliche Verbesserungen, die an demselben angebracht wurden, in weiteren Kreisen bekannt zu machen. Die mehr oder weniger bedeutenden Missstände, denen durch diese Modificationen Abhülfe geschaffen wurde, haben sich bei dem Gebrauch dieses Instruments auf dem hiesigen zoologischen Institut, wo dasselbe allgemein und mit dem grössten Vortheil angewandt wird, herausgestellt und die Abänderungen sind auch von hier aus veranlasst worden. Es muss bemerkt werden, dass alle angebrachten Neuerungen sich vollständig und nach allen Seiten hin bei den Versuchen auf dem zoologischen Institute bewährt haben.

Jeder, der mit dem Mikrotom gearbeitet, wird die Erfahrung gemacht haben, dass bei einer gewissen Stellung des Objektes das Messer zu weit nach hinten gezogen werden muss, wobei es dann leicht geschieht, dass der Messerschlitten aus der Bahn gleitet und sammt dem Messer auf den Tisch oder auf den Schooss des Arbeitenden fällt. Im ersteren Falle wird nur das Messer beschädigt; der zweite ist aber gar nicht ungefährlich, wenn man

---

1) Vgl. Arch. f. mikr. Anat. VII. 175.

2) Unbegreiflicherweise wurde im ersten Heft der Zeitschrift für Mikroskopie von Herrn Dr. Grönland dem in Holz ausgeführten Rivet'schen Instrument vor dem aus Metall gefertigten der Vorzug gegeben, besonders der Billigkeit halber. Wer aber genöthigt ist, mit Präcision zu arbeiten, der wird keinen Augenblick im Zweifel sein und dem festen, in Messing ausgeführten Instrument den Preis zuertheilen. Keinenfalls kann ein Holzmikrotom verwendet werden, um mit nasser Klinge zu schneiden. Und wenn irgendwo, so hat hier das Princip der Billigkeit ein anderes und wenig Vortheil verheissendes im Gefolge.

bedenkt, dass der Schlitten ein beträchtliches Gewicht hat und man meist die üble Angewohnheit hat, alles was vom Tische fallen will, reflectorisch mit den Händen aufzufangen. Diesem Uebelstand ist auf folgende Weise abgeholfen. In der senkrechten Wand der Messerbahn ist ein horizontaler, hinten blind endigender Falz angebracht, der etwa 1,5 mm. tief ist; am Messerschlitten befindet sich nun ein Knöpfchen, welches ohne Reibung in dem Falz beim Schneiden sich bewegt. Es ist klar, dass wenn das Messer zu weit nach hinten gezogen wird, der Knopf an das blinde Ende des Falzes anstösst und jedes Herausfallen des Messers gehindert ist.

Das zu schneidende Object kann bekanntlich durch die Steigung der schiefen Ebene nur um einen Centimeter gehoben werden. Ist das Object grösser, so ist man genöthigt, die Schraube zu lösen und höher einzustellen. Es sind nun eine Anzahl geeigneter Metallplatten gefertigt worden, die beim Beginn des Schneidens unter das Messer gelegt und mit demselben festgeschraubt werden. Ist man nun mit dem Object oben angelangt, so entfernt man eine oder mehrere Platten unter dem Messer, letzteres rückt dadurch um so viel tiefer, als die Dicke der Platten beträgt, und das Object braucht also nur zurückgezogen zu werden, um weiter geschnitten werden zu können.

Ausserdem ist das Instrument etwas vergrössert worden (es misst 18½ cm. in der Länge), wodurch also auch die zu schneidenden Objecte um ein Beträchtliches länger sein können.

Der bedeutendste Misstand bisher war aber der, dass man nicht im Stande war, die Schnittrichtung des einmal festgeschraubten Objectes mit Leichtigkeit zu ändern. Jedesmal musste das ganze Object herausgenommen und die Einbettungsmasse anders zugeschnitten werden. Wer Längsschnitte durch Haare etc. zu machen hatte, der weiss davon zu erzählen. Ausserdem aber war es bei der alten Einrichtung rein unmöglich, etwas gekrümmte Embryonen ihrer ganzen Länge nach in Querschnitte zu zerlegen. Vielmehr nahmen die Schnitte allmählig andere Richtungen in Bezug auf die Längsaxe und nicht selten gingen die Querschnitte schliesslich in Frontalschnitte über.

An dem modificirten Instrument ist nun die Objectklemme an einem Kugelgelenk befestigt; durch diese Einrichtung ist es ermöglicht, mit grosser Schnelligkeit die Schnittdirection nach allen Richtungen hin — freilich innerhalb gewisser, aber für weit-

aus die meisten Objecte genügenden Grenzen — abzuändern. Der grosse Vortheil dieser Einrichtung liegt auf der Hand. Es ist hierbei zu beachten, dass das Kugelgelenk stets mit gutem Maschinenöl zu ölen ist und dass die an einem Hebel wirkende Klemmschraube, die das Kugelgelenk fixirt, nie allzufest angezogen werden darf.

Diese modificirten Mikrotome sind durch den Mechaniker Karl Franck, Leipzig, Schrötergässchen No. 6 in vorzüglicher Ausführung zu beziehen. Der Preis des aus Messing gefertigten Instrumentes beträgt excl. Messer 50 Mark. Hierbei ist aber der Fuss nicht von Gusseisen, wie früher, sondern eine schwere Messingplatte und ein elegantes Kästchen ist bei dem Preis mit einbegriffen. Die dazu gehörigen Messer (am besten vier, zwei gerade und zwei gekniete) werden ebenfalls bei Herrn Franck in vorzüglicher Güte bezogen. Hoffentlich werden die angebrachten Verbesserungen wesentlich dazu beitragen, diesem vorzüglichen Instrument, welches auch den Anfänger in den Stand setzt, binnen kurzer Zeit vortreffliche Schnitte herzustellen, immer mehr Freunde zu erwerben.

Technische Notiz.

Von

Dr. Heinr. Obersteiner,

Privatdocenten an der Wiener Universität.

Es erscheint oft wünschenswerth, Schnittpräparate möglichst schnell gut zu färben. Einer verdünnten Eosinlösung soll nach Dreschfeld (Centrbl. f. d. med. Wissensch. 1876) diese Eigenschaft im hohen Grade zukommen. Ich konnte mich aber, wenigstens mit Rücksicht auf das Nervengewebe, wofür es von dem citirten Autor besonders anempfohlen wurde, von der Verwendbarkeit dieses Präparates nicht überzeugen; es färbt eben viel zu gleichmässig Grundsubstanz, Gefässe, Nerven, Ganglien- und Bindegewebszellen u. s. w., erfüllt demnach die wichtigste Anforderung, welche an eine gute Tinctionsflüssigkeit gestellt wird, eine deutliche Differenzirung der verschiedenen Gewebsarten, nur unvollkommen und steht also hinter dem Carmine weit zurück.

Schon vor 12 Jahren, als ich im physiolog. Laboratorium des Herrn Hofr. v. Brücke arbeitete, wussten wir, dass die Carminfärbung schneller eintritt, wenn man das den Carmin und die Schnitte enthaltende Uhrschälchen nicht bedeckt. Doch ist mit dieser Methode der Nachtheil verbunden, dass sich Staubtheilchen an der Oberfläche der Flüssigkeitsschichte absetzen, und beim Herausheben der Schnitte leicht an diesen haften bleiben. Ich versuchte nun, einerseits um diesem Uebelstande abzuhelfen, anderseits aber ausgehend von der Meinung, dass die raschere Verdunstung der Carminlösung den Eintritt der Färbung beschleunigt, die Flüssigkeit zu erwärmen, und kam dadurch zu überraschend guten Resultaten.

Nachdem die ersten Versuche entsprochen hatten, modificirte ich die Procedur in folgender Weise. Ueber ein nur wenig gefülltes Wasserbad mit grosser Oeffnung wird ein Drahtnetz gelegt, auf welches, sobald das Wasser zu kochen beginnt, die Schnitte in einem die Carminlösung enthaltenden Uhrschälchen gestellt und der Einwirkung der warmen Dämpfe ausgesetzt werden. Nach Verlauf von 2—5 Minuten sind die Schnitte vollständig gefärbt. Sie werden alsdann zweimal in destillirtem Wasser ausgewaschen, kommen dann für wenige Minuten in gewöhnlichen, dann ebensolange in absoluten Alcohol und können nun in Nelkenöl unter das Mikroskop gebracht werden. Der ganze Vorgang erfordert also nicht mehr als 10 Minuten.

Die auf die angegebene Weise erhaltenen Schnitte werden nicht blos schnell, sondern auch gut gefärbt, und zwar wie mir Vergleichsversuche zeigten, meist sogar besser, als wenn sie der langsamen Carmineinwirkung ausgesetzt worden waren.

Allerdings habe ich nur Schnitte des Centralnervensystems (Gehirn und auch Rückenmark von Menschen und Thieren) nach dieser Methode behandelt, doch dürfte sie auch auf andere Gewebe anwendbar sein. — Es ist selbstverständlich, dass die vorangegangene Härtung und Conservirung des Präparates eine gute sein muss, um entsprechende Färbungen zu erhalten. — Für frische oder für Alkoholpräparate (welch letztere überhaupt beim Centralnervensystem möglichst zu vermeiden sind) taugt diese Methode nicht; am besten färben sich Stücke, welche in chromsaurem Kali (besonders mit Zusatz einiger Tropfen Chromsäure) gehärtet worden waren.

Die mässige Erwärmung schadet den Präparaten nicht; eine Fällung des Carmins, der sich dabei auf diesen niederschlagen würde, ist leicht zu vermeiden. Eine neutrale, nicht zu concentrirte ammoniakalische Carminlösung leistet alles was verlangt werden kann.

Indem bei der Anfertigung grösserer Schnitte viel Carmin verbraucht wird, pflege ich denselben seit einer Reihe von Jahren nach seiner Verwendung durch ein Filter in die Flasche, welche die Tinctionsflüssigkeit enthält, zurückzugiessen, letzterer aber, um die Fäulniss hintanzuhalten, 1—2 Tropfen Carbolsäure zuzusetzen.

Es ist wohl nicht nothwendig, dass ich hier speciell auf die Vortheile einzugehen brauche, welche in manchen Fällen aus der Möglichkeit entspringen, sich im Verlaufe weniger Minuten fertige Präparate zu verschaffen. — Ich pflege seit längerer Zeit fast alle dazu geeigneten Präparate nach der angegebenen Schnellfärbungsmethode zu behandeln; jedenfalls aber mache ich, bevor ich an das definitive Schneiden eines gehärteten Stückes gehe, einen oder zwei kleine Probeschnitte, welche mir in kürzester Zeit sagen, ob das gewählte Präparat in einem Zustande sei, welcher eine gute Färbung gestattet und die mehr oder minder mühevolle Anfertigung zahlreicher grösserer Schnitte lohnend erscheinen lässt. Allein nicht bloss wegen der Schnelligkeit des Färbens wähle ich nun meist diese Tinctionsmethode, es kommt noch der bereits erwähnte Umstand hinzu, dass die Präparate, welche auf diese Weise behandelt wurden, sich ganz besonders scharf und distinct färben; so treten beispielsweise häufig an ihnen mit sonst schwer zu erreichender Deutlichkeit die bindegewebigen Spinnenzellen sammt ihren, an die Gefässadventitia sich inserirenden, langen Fortsätzen in der Marksubstanz des Gehirnes hervor.

Bei der grossen Beliebtheit, welche sich gerade in den letzten Jahren die Studien über den feineren Bau des Centralnervensystems erfreuen, habe ich gewünscht, durch die Veröffentlichung dieser kurzen Notiz vielleicht dem einen oder dem andern Forscher eine in vielen Fällen brauchbare Verbesserung der jetzt üblichen Tinctionsmethoden zugänglich zu machen.

Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere.

Von

Dr. **A. Goette,**
Professor in Strassburg i. E.

(Vgl. Bd. IX. X dieses Archivs.)

III. Ueber die Entwickelung des Central-Nervensystems der Teleostier.

Hierzu Tafel VII—X.

Die folgenden Mittheilungen stellen lediglich eine weitere Ausführung dessen dar, was ich über denselben Gegenstand bereits in früheren Arbeiten angegeben habe; auch habe ich seit jener Zeit keine neuen Untersuchungen angestellt, sondern bei der erneuten Durchsicht derselben Präparate, welche meinen ersten Angaben zu Grunde lagen, mich von der vollen Richtigkeit der letzteren überzeugt. Die äussere Veranlassung zu dieser ausführlicheren, insbesondere von genauen Abbildungen begleiteten Darstellung findet sich in der neuesten Bearbeitung desselben Gegenstandes durch Calberla (No. 3). Calberla hat nämlich die für mich in der That überraschende Entdeckung gemacht, dass ich überhaupt keine Untersuchungen mitgetheilt hätte, auf welche meine nur vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht über die Bildung des Central-Nervensystems der Teleostier (Forelle) sich gründete, dass also diese Ansicht sich einer Beurtheilung entziehe (No. 3 S. 255). Und darauf producirt er als bemerkenswerthes und neues Ergebniss seiner eigenen Untersuchungen eine Ansicht über jenen Bildungsvorgang, welche abgesehen von einigen Irrthümern nach ihrer allgemeinen Bedeutung eine Wiederholung der meinigen ist. Dies nöthigt mich, im Folgenden meine früheren Mittheilungen möglichst in extenso wiederzugeben.

Die Literatur, welche in den neueren Arbeiten von Kupffer (No. 11), Oellacher (No. 12) von mir (Nr. 4, 6) und Calberla (No. 4) erschöpfend behandelt ist, sei hier nur kurz berührt.

Während die älteren Beobachter (v. Baer, Vogt, Lereboullet u. A.) das Central-Nervensystem der Teleostier im Grunde ebenso entstehen sahen, wie dasjenige der Amphibien und Amnioten, so zwar, dass der verdickte mediane Theil des oberen Keimblattes sich einsenkte und durch Verbindung der Ränder dieser Rückenfurche die Medullarröhre entstand, machte Kupffer die wichtige Entdeckung, dass die Anlage des Central-Nervensystems der Teleostier (Gasterosteus, Gobio) nur im ersten Anfange als eine mit einer medianen Furche versehene Verdickung des oberen Keimblattes den entsprechenden Anlagen der höheren Vertebraten ähnlich sei, nach dem Schwunde dieser Furche aber sich in Form eines soliden, nach unten kielförmig vorspringenden Stranges darstelle, dessen Aushöhlung erst später erfolge (No. 11 S. 232. 234. 243. 244. 249. 250, vgl. No. 4 S. 185). Diese Angabe wurde zuerst von mir bestätigt (No. 5), was aber allein Oellacher bemerkt hat (No. 12 S. 23); darauf folgten die Bestätigungen von Schapringer (No. 14) und Weil (No. 16); die ausführlichen Untersuchungen Oellacher's brachten ihn aber zu einer anderen Auffassung nicht nur der Bildung des Central-Nervensystems, sondern auch der Keimblätter überhaupt. Die erste Sonderung am Forellenkeim sei die Bildung des oberflächlichen, aus abgeplatteten Zellen zusammengesetzten Hornblattes (Rieneck) oder der künftigen Epidermis (No. 12 S. 12). Nachdem darauf durch Spaltung der einschichtigen Embryonalanlage das obere Keimblatt von der darunterliegenden Masse, zunächst dem mittleren Keimblatte sich völlig abgesondert, bestehe ersteres aus dem Hornblatte und dem darunterliegenden Sinnesblatte, dessen tiefste Schicht von Cylinderzellen gebildet werde (S. 16. 20). Alsdann verschmelzen jedoch beide Keimblätter wieder in der Richtung der Medianebene, wo durch eine koncentrische Anordnung der Zellen der „Axenstrang“ entstände, in welchem von beiden Seiten das mittlere Keimblatt und das Sinnesblatt zusammenfliessen (S. 17. 20. 26. 42). Zugleich tritt in der hinteren Hälfte der Embryonalanlage die flache „Rückenfurche“ auf, welche in dem Maasse, als sie nach vorn vorrückt, hinten wieder verstreicht, also kein Homologon der Medullarfurche der Amnioten sein könne (S. 22. 38. 39). Der Axenstrang, welcher im Rumpfe wesentlich die Anlage der Chorda repräsentire, gehe im Kopftheile direkt in die Verdickung des Sinnesblattes oder die Anlage des Central-Nervensystems, dort des Hirns über, sodass eine Grenze

zwischen oberem und mittlerem Keimblatte in keiner Richtung existire und jene beiden Theile eine kontinuirliche Anlage hätten (S. 43—47). Die Scheidung zwischen der Chorda und dem darüberliegenden soliden Medullarstrang trete erst allmählich ein (S. 50. 54); der letztere bestehe alsdann aus zwei senkrechten Reihen von Cylinderzellen mit einigen zwischenliegenden Zellen, deren Auflösung nebst einem Auseinanderweichen der ersteren die Aushöhlung des Medullarstranges herbeiführe (S. 59. 73. 81)[1]).

Auf die Untersuchungen von Oellacher über die Entwickelung der Forelle folgten die meinigen, an denen ich nichts zu verändern und wozu ich nichts Neues hinzuzufügen habe, welche aber, an verschiedenen Orten mitgetheilt, hier in passender Anordnung zusammengefasst und durch die beifolgenden, soweit die Anwendung einer Camera lucida es gewährleistet, naturgetreuen Abbildungen erläutert werden sollen.

1. Die Grundlage des Central-Nervensystems der Forelle ist das obere Keimblatt, in welches das Ektoderm nach der Bildung des Entoderms sich direct verwandelt; eine axiale Verschmelzung jenes Keimblattes mit der anliegenden Schicht des Entoderm oder dem sich alsbald entwickelnden mittleren Keimblatte findet zu keiner Zeit statt.

Ich habe zuerst in einem besonderen Aufsatze gegen Oellacher u. A. nachgewiesen, dass die erste Gliederung des ganzen Keims, also auch der eigentlichen Embryonalanlage der Forelle sich in einer Zweischichtung offenbare, welche aber nicht durch Spaltung (Oellacher), sondern durch einen Umschlag des ursprünglichen Keimrandes nach innen entstände (Nr. 6 S. 693). Diesen zweischichtigen Raum habe ich alsdann mit der eingestülpten Keimblase, dem Ekto- und Entoderm anderer Vertebraten (Amphibien) und auch der Evertebraten verglichen (No. 4 S. 144. 145. 709. 866 u. f.). Ueber die bleibende Trennung der

1) Gelegentlich dieser letzteren Angaben Oellacher's citirt Calberla aus dessen Arbeit erst die Seiten 57. 62, wo nichts darauf Bezügliches steht, ferner aber von S. 73 einen wörtlich genauen Ausspruch Oellacher's (O. sagt: „Es bildet sich . . . .“ vgl. No. 3 S. 230), von welchem sich aber dort nur der Sinn in ganz anderer Form findet. Eine solche Freiheit des Citirens scheint mir im Hinblick auf die möglichen Konsequenzen nicht ganz unbedenklich.

einmal gesonderten Keimschichten habe ich mich wie folgt geäussert. „Nach meinen Untersuchungen muss ich an der Behauptung festhalten, dass die Grenze zwischen dem oberen und mittleren Keimblatte vom ersten Erscheinen der sekundären Keimschicht an auch im Axentheile des Keimes ununterbrochen fortbesteht. Alle gegentheiligen Darstellungen entsprangen demselben Beobachtungsfehler, indem nämlich jene Grenze, welche während der ersten Entwickelung der Axengebilde in Folge der thatsächlich innigen Berührung meines Axenstranges (mittleres Keimblatt) und der Axenplatte (oberes Keimblatt) allerdings nicht immer leicht kenntlich ist, ganz übersehen wurde.“ „Die bezüglichen Mittheilungen Oellacher's über den Forellenkeim beruhen auf demselben Grundirrthum, der Annahme des von den eigentlichen Keimblättern unterschiedenen Axenstreifes, von Oellacher Axenstrang genannt, welcher die gemeinsame Anlage des Central-Nervensystems und der Wirbelsaite darstelle.“ „Auch diese Angabe muss ich nach eingehenden Untersuchungen über die Entwickelung des Forellenkeims auf eine ungenaue Beobachtung zurückführen, welcher bald hier bald dort eine wichtige Grenzlinie entging“ (No. 4 S. 181. 182). Das Voranstehende wird durch die ganze Reihe meiner Durchschnittsbilder von der jüngsten Entwickelungsstufe der Axenplatte an bewiesen (Taf. VII Fig. 1—6, Taf. VIII—IX). Am knopfförmigen Schwanzende (Schwanzknospe Oell.) zeigt sich diese Sonderung auf den früheren Entwickelungsstufen allerdings nicht, aus dem einfachen Grunde, weil dort die Keimschichten ineinander übergehen (vgl. No. 6 S. 699). Doch will ich nicht unerwähnt lassen, dass die Grenze zwischen oberem und mittlerem Keimblatte gelegentlich auch undeutlich oder auf einer kurzen Strecke sogar unkenntlich erscheint; am Rumpftheile ist mir dies jedoch nur an zu dicken, also misslungenen Durchschnitten begegnet, im Kopftheile dagegen bisweilen an Präparaten, welche im übrigen ganz brauchbar waren. Es betraf dies gewöhnlich die tiefsten Stellen der Hirnanlage, welche, sei es mit der Wirbelsaite oder mit dem indifferenten mittleren Keimblatte verschmolzen schienen (Taf. VIII Fig. 28). Wenn aber schon der Umstand, dass nicht alle, sondern nur einzelne Durchschnitte einer ganzen Serie dieses Verhalten zeigten, an der Richtigkeit des scheinbaren Befundes zweifeln lassen muss, so ergibt sich der Nachweis und zum Theil auch die Ursache der Täuschung, sobald man senkrechte Median-

durchschnitte gleich alter Embryonen untersucht (Taf. VII Fig. 10). An denselben habe ich die bezügliche Grenze als feine aber scharfbegrenzte Spalte stets ohne Unterbrechung in der Längsrichtung verfolgen können. Sie zeigen aber ferner, dass diese Grenze im Kopfe sich ansehnlich senkt und wieder hebt, also von den senkrechten Querschnitten schräg getroffen wird, wobei die feine Spalte an einer oder der andern Stelle natürlich leicht verdeckt wird. Viel häufiger noch erscheint die Grenze zwischen dem mittleren und unteren Keimblatte an denselben Querdurchschnitten stellenweise unterbrochen (Taf. VIII Fig. 27—30; Taf. IX Fig. 33—40. 42. 46), während einigermassen gelungene Sagittal- und Mediandurchschnitte die Grenzlinie ebenfalls ganz scharf und ununterbrochen zeigen. Solche Beobachtungen beweisen, dass in der vorliegenden Frage einzelnen negativen Befunden kein grosses Gewicht beigemessen werden darf, namentlich wenn sie ganz unregelmässig erscheinen.

2. Die erste Sonderung am Forellenkeime überhaupt ist die Bildung der häutigen „Deckschicht“ auf der Oberfläche des Ektoderms, welche aber an den Anlagen des Central-Nervensystems und der Sinnesorgane, insoweit sie sich von der Oberhaut ablösen, sich nicht betheiligt und zuletzt in der Oberhaut unkenntlich aufgeht.

Dieser von Rieneck und Oellacher als Hornblatt oder Anlage der Epidermis beschriebenen Schicht habe ich eine andere Bedeutung zugewiesen. „Da sie an der Entwickelung der darunter gelegenen Embryonalanlagen des oberen Keimblattes keinen Antheil hat, vielmehr den Embryo sammt dem Dottersacke nur äusserlich überzieht, so erscheint sie als eine Art von Schutzhülle für den sich entwickelnden Embryo.“ „Später schliesst sie sich der übrigen Oberhaut an, welche aus dem oberen Keimblatte hervorgeht, verdient also den Namen einer Umhüllungshaut im Reichert'schen Sinne nicht. Ebenso wenig bildet sie aber auch nur eine besondere Hornschicht der späteren Epidermis, sondern betheiligt sich alsdann unter Verlust ihrer Selbstständigkeit an verschiedenen Hautbildungen. Daraus ergibt sich, dass sie kein besonderes Keimblatt in dem gewöhnlichen Sinne darstellt.“ „Ihre Bedeutung als zeitweilige Schutzhülle und ihre eigentliche Zugehörigkeit zum oberen Keimblatte offenbart sich besonders deutlich an den Eiern und Embryonen der Batrachier; dort ist ihre Selbstständigkeit

zeitlich und räumlich viel beschränkter, indem sie in die wichtigsten Embryonalanlagen des oberen Keimblattes ungesondert übergeht und viel früher als bei den Fischen mit der tieferen Epidermisschicht verschmilzt. Dass sie aber bei diesen Entwickelungsvorgängen nicht etwa eine besondere, von dem übrigen oberen Keimblatte abweichende und nur der Beobachtung bisher entgangene Rolle spielt, erweist sich aus der Entwickelungsgeschichte der höheren Wirbelthiere, welche keinen hier in Frage kommenden Körpertheil der Batrachier und Fische vermissen lassen, obgleich ihren Keimen und Embryonen die besprochene Schicht fehlt. Ich betrachte daher die letztere als gleichsam anticipirte, vergängliche Sonderung des oberen Keimblattes, welche für die morphologische Wirbelthierentwickelung ohne Bedeutung, nur den besonderen physiologischen Verhältnissen der im Wasser sich entwickelnden Eier entspringt und desshalb auch nur die ganz allgemeine Bezeichnung einer Deckschicht des oberen Keimblattes gegenüber der darunterliegenden Grundschicht verdient" (No. 6 S. 685, 686. No. 4 S. 141). „Gerade so wie der ganze Keim bei seiner Ausbreitung verdünnt sich dabei auch die Deckschicht; da sie aber nur aus einer Zellenlage besteht, spricht sich die Verdünnung an den einzelnen Zellen durch ihre Abplattung aus" (No. 6 S. 693).

Obgleich ich diese Bemerkungen bei der Beschreibung der Entstehung des Central-Nervensystems der Forelle zu wiederholen unterlassen, so folgt doch aus ihnen selbstverständlich, dass die Deckschicht sich in die solide kielförmige Anlage des ersteren nicht hineinsenkt, sondern über derselben liegen bleibt (Taf. VII Fig. 1—6). Ich will hier noch hinzufügen, dass die Deckschicht an meinen Durchschnittspräparaten von jener darunterliegenden Anlage und insbesondere über der oberflächlichen axialen Furche bisweilen abgehoben erscheint (Taf. VII Fig 3, Taf. VIII Fig. 19. 29), was mit den Beobachtungen v. Baer's und Vogt's an den intakten lebenden Keimen übereinstimmt, dass die Rückenfurche sich unter einer darüber ausgespannten Haut schlösse (No. 1 S. 13, No. 15 S. 54). Es unterscheidet sich demnach die Deckschicht des Forellenkeims von derjenigen der Amphibien, welche die offene Medullarfurche auskleidet und daher in die Medullarröhre mit aufgenommen wird; doch ist dieser Unterschied nur eine natürliche Folge davon, dass bei den Teleostiern eine offene mediane Einsenkung des Ekto-

derms überhaupt unterbleibt, während anderseits an der Einstülpungsbildung der Ohranlage der Amphibien, welche nur an der Grundschicht ausgeführt wird, die Deckschicht sich ebenso wenig betheiligt wie an der Medullarröhre der Teleostier.

3. Die erste Anlage des Central-Nervensystems der Teleostier erscheint als eine breite, schildförmige Verdickung des oberen Keimblattes — Axenplatte, welche anfangs durch den vorragenden Axentheil des Entoderms, bez. des mittleren Keimblattes (Axenstrang) in der Medianebene eingedrückt und verdünnt und dadurch unvollkommen in zwei Hälften (Medullarplatten) gesondert wird (Taf. VII Fig. 1. 2, Taf. VIII Fig. 15. 16. No. 6 S. 699, No. 4 S. 185).

Es ist diese auch von Oellacher unbeachtet gebliebene erste Anlage des Central-Nervensystems desshalb hervorzuheben, weil sie genau in derselben Gestalt bei den Amphibien wiederkehrt (No. 4 S. 165). Doch glaube ich nicht, dass diese Bildung auf eine paarige Anlage der Axenplatte zu beziehen ist. Denn einmal durchzieht sie nicht die ganze Embryonalanlage, sondern verstreicht vorn zugleich mit dem Axenstrang; sodann ist der verdünnte Mitteltheil immer noch ein verdickter Streifen des Ektoderms gegenüber dessen peripherisehen, ausserhalb der Axenplatte liegenden Theilen (Taf. VIII Fig. 15); und endlich fehlt diese Erscheinung den übrigen Wirbelthieren entweder ganz, weil ihre Chordaanlage (Axenstrang) nicht so vorragt wie bei den Teleostiern und Amphibien (Cyklostomen No. 3 Fig. 7. 8), oder es entwickelt sich die durch die Chordaanlage bewirkte mediane Verdünnung der Axenplatte — und dies halte ich für entscheidend — erst später, nachdem die letztere bereits als gleichmässige unpaare Bildung bestanden hat (Selachier No. 2 Taf. XXIII Fig. 10, Taf. XXIX Fig. 1. 2). Ich halte daher auch die Axenplatte der Teleostier und Amphibien trotz ihrer freilich nur zeitweiligen und unvollkommenen Sonderung in zwei Hälften für eine unpaare Bildung.

4. Die schildförmige Axenplatte zieht sich alsbald von beiden Seiten zu einem medianen, nach unten vorragenden Kiel zusammen, indem die in der Medianebene gegen einander gestauten beiderseitigen Zellenmassen nach unten ausweichen und die Axenplatte so gewissermassen in derselben Richtung eine geschlossene Falte

schägt, was auch durch die vergängliche oberflächliche Furche angedeutet wird (Taf. VII Fig. 2—5). Indem aber der anfangs unkenntliche Faltenraum in dem sich von dem übrigen Keimblatte oder der Oberhaut abschnürenden Kiele in Gestalt einer Spalte erscheint und so diese solide Anlage des Central-Nervensystems in eine röhrenförmige verwandelt (Fig. 6), ergibt sich deren Uebereinstimmung mit derjenigen der übrigen Vertebraten: die offene Medullarfurche der letzteren ist bei den Teleostiern in eine geschlossene Falte verwandelt, deren Blätter erst nach der Abschnürung von der Oberhaut auseinandertreten.

Ich gebe meine hierauf bezüglichen früheren Mittheilungen wörtlich wieder. Nachdem ich es bestritten, dass das Central-Nervensystem der Knochenfische durch histiologische Differenzirungen aus einer ungesonderten axialen Masse sich herauslöse (Oellacher), heisst es weiter: „Das Central-Nervensystem der Knochenfische entwickelt sich vielmehr ebenso wie in allen übrigen Wirbelthieren durch allmähliche morphologische Umbildung ganz bestimmter einfachster Anlagen. In der Fig. 8 meines Aufsatzes über den Forellenkeim lässt sich an einem noch ganz jungen Keime bereits die Bildung eines Axenstranges (Chordaanlage) und der durch ihn geschiedenen Medullarplatten, so wie ich es an der Unke beschrieb, deutlich erkennen. In der Folge fliessen die beiden letzteren über dem Axenstrange zu einer unpaaren Axenplatte zusammen, welche sich in dem Masse verdickt als sie schmäler wird. Daraus lässt sich schliessen, dass dieser ganze Vorgang auf einer von den Seiten gegen die Medianebene gerichteten Zellenverschiebung beruhe, wodurch die Zellenmassen je näher der Medianebene um so mehr gegen einander gestaut und zu einer Palissadenform zusammengedrückt werden. Dieselbe Bewegung sahen wir bei den Batrachiern die Medullarplatten bilden und in der Querrichtung zusammenschieben; sobald dieselben aber dadurch hautartig fest geworden, werden sie durch die fortdauernde Bewegung auf- und medianwärts umgerollt und so die Bildung der Cerebromedullarröhre herbeigeführt. Am Forellenkeime überzeugt man sich aber leicht, dass seine Medullarplatten zur entsprechenden Zeit viel weniger scharfe Konturen und ebene Flächen, also eine geringere Konsistenz besitzen, wie sie denn auch ganz

unmerklich in die übrige Ausbreitung des oberen Keimblattes übergehen. Begreiflicherweise wird daher jene Bewegung sie nur in geringem Grade heben und dadurch die vergängliche Rückenfurche bilden, dagegen die ursprüngliche mediane Zellenanhäufung fortsetzen. Dabei lassen die palissadenförmigen Zellen, sowie sie ihre Gestalt dem Seitendrucke verdanken, die fernere Richtung der ihn erzeugenden Bewegung erkennen; und da sie sich in der Nähe der Medianebene von beiden Seiten abwärts neigen, so erhellt, dass die Axenplatte dort unter dem Einflusse jenes Druckes gleichsam nach unten einknickt oder sich faltet, wobei jedoch in Folge der geringeren Konsistenz der Zellenmassen die beiden Faltenwände sich zu dem bekannten Kiele des Medullarstranges aneinander legen, ohne eine deutliche Spalte erkennen zu lassen. Das spätere Auftreten der letzteren in dem fertigen Kiele rechtfertigt aber gerade die eben vorgetragene Auffassung seiner Entwickelung. Ich habe mich nämlich davon überzeugt, dass sie weder durch eine Auflösung der inneren Zellen noch stets von unten aufwärts entsteht, wie es Oellacher lehrt; sondern indem die Verbindung des Kiels mit der Oberhautanlage gewissermassen zusammengeschnürt wird, um alsbald einer völligen Trennung Platz zu machen, bauchen sich seine Seiten etwas aus, werden also seine Seitenhälften etwas auseinandergezogen, wodurch eben die mediane Spalte in verschiedener Höhe und Ausdehnung beginnend entsteht. Ihre gesetzmässige Erscheinung bezeugt eben, dass in derselben Richtung der Zusammenhang der Zellenmasse beständig lockerer ist, also zwischen beiden, unten ineinander übergehenden Seitenhälften des Kiels eine gewisse Scheidegrenze besteht; dies gestattet aber gerade den Vergleich derselben mit einer geschlossenen Falte, welche sich alsdann von der noch offenen Falte, welche die gehobenen Medullarplatten anderer Wirbelthierembryonen darstellen, nicht mehr wesentlich unterscheidet, besonders da der Faltenraum dort bisweilen spaltförmig eng wird, wie z. B. am Schwanzende der Batrachierembryonen. Wir finden also, dass bei den Knochenfischen ebenso wie bei den übrigen Wirbelthieren die gleiche Kette von Ursachen und Wirkungen im Axentheile des oberen Keimblattes die Cerebromedullarröhre erzeugt: die nachweisbare, beiderseits gegen die Medianebene gerichtete Zellenverschiebung lässt die Medullarplatten entstehen, zusammenrücken und eine nach oben offene oder geschlossene Falte bilden, welche endlich unter

dem Einflusse desselben Motors sich zu einer Röhre abschnürt. Gegenüber diesem Ergebnisse muss die verschiedene äussere Erscheinung, welche zwischen dem gleichen Anfange und gleichen Enderfolge liegt, ihre scheinbare Bedeutung verlieren, und die Uebereinstimmung in der Entwickelung des Central-Nervensystems aller Wirbelthiere nicht mehr als hypothetische, sondern als thatsächliche erscheinen. Denn die Homologie wird in letzter Instanz nicht durch die äussere Form, sondern durch das Entwickelungsgesetz bestimmt, welches sich aber in der Form nicht immer deutlich offenbart" (No. 4 S. 185—187).

Mit Rücksicht auf die Abbildungen hebe ich hier folgende Punkte meiner obigen Darstellung besonders hervor. Dass das obere Keimblatt im ganzen Bereich der „schildförmigen Embryonalanlage" die Anlage des Central-Nervensystems enthält, ist früher nicht bekannt gewesen; der Vergleich von Querdurchschnitten verschieden alter Keime überzeugt aber, dass die breite Anschwellung, welche ich die Axenplatte nenne, und welche mehre Zellenlagen übereinander enthält, sich allmählich so vollständig in die mediane Anlage des Central-Nervensystems zusammenzieht, dass jederseits unter der Deckschicht davon nur eine einfache Zellenlage als Grundschicht der Oberhaut zurückbleibt (Taf. VII Fig. 1—6, Taf. VIII. IX). Es folgt daraus, dass nicht das gesammte obere Keimblatt im Bereich der schildförmigen Embryonalanlage, ja nicht einmal die Gesammtmasse der Grundschicht in denselben Grenzen, welche uns zuerst als die verdickte Axenplatte erscheint, mit der Anlage des Central-Nervensystems ohne weiteres identificirt werden kann, indem eine einfache Zellenlage davon für die Oberhaut zurückbleibt. Immerhin darf die Axenplatte als Anlage des Central-Nervensystems bezeichnet werden, wenn wir unter jenem Namen nicht die Summe der sie zusammensetzenden Zellen, sondern nur den Ausdruck eines Vorganges verstehen, nämlich die Anhäufung der jederseits gegen die Medianebene vorrückenden Zellen, deren Enderfolg eben die Bildung der Medullarröhre ist.

Ferner lehren die Durchschnittsbilder ebenso bestimmt, dass die Masse der sich zusammenziehenden Axenplatte an den gleichen Stellen allmählich abnimmt. Man ergänze sich die theilweisen Durchschnittsbilder Taf. VII Fig. 1—3 nach den entsprechenden Figuren Taf. VIII 15. 16. 18 bis zur vollen Breitenausdehnung der

Axenplatte und vergleiche sie alsdann mit den Durchschnitten der Rückenmarksanlage in Fig. 5 und 6: diese erweisen sich ganz ohne Frage kleiner als die ersteren. Anderseits ist es aber bei der Zusammenstellung der Querdurchschnitte mit den Längsdurchschnitten der Axenplatte (vgl. Taf. VII Fig. 10 u. 11) oder den Flächenansichten der ganzen Embryonalanlage (No. 12 Taf. I) leicht zu ersehen, dass jene Platte während ihrer bedeutenden Zusammenziehung von der Seite her sich eben so stark verlängert. Dasselbe gilt auch für die beiden andern Keimblätter und deren Erzeugnisse. Es folgt daraus, dass den ersten Formveränderungen der Embryonalanlage eine allgemeine und bedeutende Massenverschiebung nach bestimmten Richtungen zu Grunde liegt, und dass, wenn man dabei doch ein wirkliches Wachsthum, eine absolute wenn auch lokalisirte Massenzunahme des ganzen Keimes annehmen wollte, diese, nach der uns allein zustehenden Schätzung, nur sehr beschränkt und daher gegenüber der offenbaren, formbildenden und -verändernden Massenverschiebung für jene ersten Entwickelungsvorgänge nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein könnte. Allerdings lässt sich nun ein solches beschränkte Wachsthum nicht positiv bestreiten, aber ebenso wenig evident nachweisen, da jede lokale Verdickung des Keims ebenso gut aber sicherer auf dem anderen Wege zu erklären ist. Da nun die Annahme des später allerdings unzweifelhaften Wachsthums anfangs nur möglich, aber nicht nothwendig und zur Erklärung der bezeichneten Formbildungen jedenfalls entbehrlich ist, so verstehe ich nicht, wie man so weit gehen kann, dasselbe unter völliger Nichtberücksichtigung der ganz offenbaren Massenverschiebung zum ausschliesslichen Movens der ersten Entwickelungsvorgänge zu machen; ich bleibe daher den bezüglichen Einwendungen Kölliker's gegenüber (No. 9 S. 398) dabei, das Wachsthum wenigstens von der Begründung jener ersten Entwickelungserscheinungen ganz auszuschliessen (vgl. No. 6 S. 692, No. 4 S. 264. 556. 557. 594).

Ist nun die Zellenverschiebung zunächst in der queren Richtung der Axenplatte erwiesen, und lässt sich folgerichtig daraus ihre Zusammenziehung zur medianen kielförmigen Anlage des Central-Nervensystems ableiten, so besitzen wir noch ein weiteres Merkmal, um die Richtung dieser Zellenbewegung noch genauer zu verfolgen. In den jüngsten von mir beobachteten Zuständen

der Axenplatte sind ihre Zellen unmittelbar unter der plattzelligen Deckschicht, welche sich an der beschriebenen Bewegung nicht betheiligt, allerdings ebenfalls bis zu einem gewissen Grade abgeplattet, in den übrigen Schichten aber von indifferenter, rundlicheckiger Gestalt (Fig. 1). Sobald jedoch die erste Andeutung einer median überwiegenden Verdickung der Axenplatte zu erkennen, also die erwähnte Bewegung gewissermassen in Fluss gekommen ist, strecken sieh jene Zellen in senkrechter, in der Nähe des künftigen Kiels mehr oder weniger geneigten Richtung (Fig. 2), was ich auf den, in der Richtung der Bewegung, also horizontal von der Masse auf die einzelnen Elemente ausgeübten Seitendruck bezog (s. o.). Lassen wir nun auch diese Erklärung, auf welche es hier zunächst ankommt, dahingestellt sein, so viel steht fest, dass die tiefste Zellenlage, wie dies schon Oellacher stellenweise bemerkte, durchweg eine ausgesprochene Palissadenform zeigt und längere Zeit behält. Sobald nun der Kiel aus der Unterseite der Axenplatte hervortritt, lassen sich auch die Palissadenzellen in denselben hinein verfolgen und zwar überall als die tiefste Grenzschicht und mit ziemlich genau senkrechter Stellung zur Grenzfläche: in den horizontalen Seitentheilen stehen sie aufrecht, um sich beim Uebergang in den Kiel stark zu neigen und in demselben, sobald er abschüssige Seiten erhält, eine horizontale Lage anzunehmen (Fig. 3. 4). Die in den Seitentheilen der Axenplatte horizontale Bewegung dieser Zellen neigt sich also am Rande angelangt abwärts; und da diese Zellenlage von den übrigen nicht isolirt ist, sondern die sich daran schliessenden Spindelzellen zwischen den Palissadenzellen eingekeilt und im allgemeinen mit ähnlichen Lageveränderungen in medialer Richtung erscheinen, so habe ich daraus auf eine entsprechende Bewegung in der ganzen zum Kiel sich zusammenziehenden Axenplatte geschlossen: die Zellenmassen ihrer beiden Seitenhälften stossen in der Medianebene zusammen und weichen dann gemeinsam nach unten aus, sodass der daraus hervorgehende Kiel gewissermassen aus zwei innig aneinander haftenden Hälften besteht oder eine geschlossene, abwärts vorragende Falte der Axenplatte darstellt. Nur muss ich entschieden bestreiten, dass eine obere kontinuirliche Zellenschicht — von der sich nicht verändernden, bisweilen sogar abgehobenen Deckschicht ganz zu schweigen — sich von oben her faltenförmig in den von den übrigen Zellenschichten gebildeten Kiel einsenkt und

so zur Auskleidung einer kontinuirlichen, wenn auch noch so engen Spalte wird, welche sich später zum Centralkanal der Cerebromedullarröhre erweiterte. An Hunderten von Durchschnitten des Forellenkeims habe ich nichts Derartiges gesehen.

Erst nachdem die ganze als Axenplatte beschriebene Zellenanhäufung, wenigstens im Rumpfe, unter Zurücklassung der einfachen Zellenlage für die Grundschicht der Oberhaut in den Kiel übergewandert und dieser dabei zu der Gestalt einer senkrechten Leiste zusammengezogen ist (Fig. 5), beginnt seine Abschnürung von der Oberhaut unter gleichzeitiger Abrundung seiner Aussenfläche und darauf die Bildung der senkrechten Spalte in seinem Innern, welche ich aus dem gelockerten Zusammenhange der engverbundenen, aber nach ihrer Entstehung doch auseinanderzuhaltenden Seitenhälften des Kiels erkläre (Fig. 6). Diese Spaltbildung kommt daher im Wesen mit der Eröffnung einer geschlossenen Falte, womit der Kiel nach seiner Genese verglichen werden konnte, überein, wie ich dies in meiner früheren Darstellung ausdrücklick hervorhob. Denn sowie für die Homologie der fertigen Organe nicht die Gleichheit der äusseren Erscheinung, sondern des Ursprungs und der Lagebeziehungen massgebend sind, so ergibt sich die Uebereinstimmung von embryonalen Anlagen auch bei divergenter äusserer Erscheinung aus der Gleichheit der Bildungsursachen, der Verknüpfung wesentlich gleicher Vorgänge, woraus denn auch das gleiche Endresultat entspringt. Daher wird man im vorliegenden Falle, solange man sich ausschliesslich an die Form der Anlagen des Central-Nervensystems hält und den soliden, nach unten vorragenden Kiel des oberen Keimblattes bei den Teleostiern unmittelbar mit der offenen Falte desselben Keimblattes (Medullarfurche) bei den übrigen Wirbelthieren vergleicht, eine Uebereinstimmung in der Genese dieses Organs vermissen. Findet man aber, dass, wie ich es zuerst darstellte, jenen beiden Formen eine scheibenförmige Verdickung des oberen Keimblattes (Axenplatte) zu Grunde liegt, dass in beiden Fällen eine Zusammenziehung dieser Platte gegen die Medianebene ein Ausweichen der medianen Theile nach unten oder eine Faltenbildung zur Folge hat, so wird es allerdings von geringerem Belange erscheinen, dass bei einem häutig festen Zustande der Masse die Falte sich offen darstellt, bei weicherer Konsistenz derselben die Faltenwände zusammenfallen und so den soliden Kiel herstellen, dessen genetische

Bedeutung in der alsbald auftretenden Trennung beider Hälften wieder zu Tage tritt.

Nach diesen meinen vorstehend wiederholten Untersuchungen erschien ausser einigen kürzeren Notizen über denselben Gegenstand der Aufsatz von Calberla. Seine ausführlicher beschriebenen Beobachtungen betreffen Syngnathus acus und gehen von Embryonalanlagen mit einem bereits mächtig entwickelten Kiele aus (No. 3 S. 238—245). An der Oberfläche desselben sondere sich eine einfache Zellenlage ab, welche in der Medianebene zuerst mit wenigen, dann mit immer mehr Zellen sich in den Kiel einsenke, wobei die letzteren sich in zwei senkrechte nebeneinanderstehende Reihen anordnen. Auf einer ferneren Entwickelungsstufe ist die Sonderung der Keimblätter, die vorher nicht deutlich war, soweit gediehen, dass man erkennt, wie die Hauptmasse des Kiels aus den tieferen Schichten des Ektoderms besteht, in welche die zwei Reihen der obersten Zellenlage immer tiefer eindringen. „Durch die Art ihrer Anordnung theilen diese Zellenschichten, gerade wie die Medullarrinne der höheren Vertebraten, die Medullarrohranlage in zwei Theile. Befände sich zwischen diesen Zellschichten ein Raum, auf Querschnitten als eine Spalte bemerkbar, so wäre dieser unbedingt als ein Theil der Rückenfurche anzusehen. Hier berühren sich aber diese beiden Zellschichten, sodass zwischen ihnen kein Lumen vorhanden ist“ (No. 3 S. 241—242). Darauf werde die Medullaranlage durch das Mesoderm von der Oberhaut abgeschnürt und erhalte ein Lumen (Centralkanal) durch blosses Auseinanderweichen der beiden eingewachsenen Zellschichten. — Ueber die gleichen Entwickelungsvorgänge bei den Salmoniden (Bachforelle, Lachs) sagt Calberla: „Stets geht auch bei diesen Fischen die die Rückenfurche auskleidende äussere Schicht des Ectoderm in die Anlage des Medullarrohrs ein, indem durch die Vermehrung der lateral der Rückenfurche befindlichen Zellen der inneren Schicht des Ectoderm die die Rückenfurche begrenzenden Zellen gegeneinander und zugleich weiter ins Innere der vorerst soliden Anlage des Medullarrohrs gedrängt werden. Nach der Abschnürung der soliden Medullarrohranlage vom Ectoderm durch das inzwischen bedeutend verdickte Mesoderm, befinden sich die von der äusseren Schicht des Ectoderm stammenden Zellen, die also früher zum Theil die Auskleidung der Rückenfurche bildeten, in zwei Schichten im Innern der Medullarrohranlage aneinandergelagert. Im weiteren

Verlauf der Entwickelung weichen diese zwei Zellschichten von einander und das so entstehende Lumen stellt die Anlage des Medullarcanales dar“ (No. 3 S. 266). Die Uebereinstimmung dieser Bildungsweise des Central-Nervensystems bei den Teleostiern mit derjenigen bei den übrigen Wirbelthieren sieht Calberla darin, dass die sich in den soliden Kiel einsenkenden zwei Zellschichten von der obersten, die Rückenfurche auskleidenden Zellenlage abstammen, also das später zwischen ihnen auftretende Lumen der offenen Rückenfurche anderer Wirbelthierembryonen entspreche (S. 256. 257).

Ich habe bei der folgenden Kritik der Calberla'schen Beobachtungen zunächst nur die Salmoniden im Auge, weil ich selbst nur diese untersucht habe; allerdings sind die bezüglichen Angaben Calberla's nur kurz und gewissermassen vorläufige, bei ihrer vollen Uebereinstimmung mit seinen ausführlich mitgetheilten und durch Abbildungen erläuterten Ergebnissen an den Lophobranchiern kann ich aber kaum Missverständnisse befürchten. — Es verdient nun zuerst hervorgehoben zu werden, dass die Entstehung des Kiels, der eigentlichen soliden Anlage des Central-Nervensystems bei Calberla überhaupt mit keinem Wort erwähnt wird; sondern er spricht nur von ihrer Abschnürung und der Bildung des Centralkanals. Er konnte also füglich von seinen Beobachtungen nur auf die bei allen Vertebraten gleiche Abstammung der den Centralkanal auskleidenden Zellenschicht schliessen. Wenn er daraufhin die gleiche Uebereinstimmung in der ganzen Entwickelung des Central-Nervensystems annimmt, so hätte er, bei dem Mangel eigener Beobachtungen über die Entstehung des Kiels, der eigentlichen Medullaranlage der Teleostier, wenigstens auf die Untersuchungen Anderer sich stützen müssen, dass derselbe wirklich ebenso sich entwickele wie der entsprechende Theil anderer Vertebraten. Er that dies nicht; denn aus der einzigen Arbeit, die ihm einer Besprechung und Vergleichung mit seinen Beobachtungen werth schien, aus der Arbeit Oellacher's, erwähnt er eben nur die Bildung des Centralkanals im soliden Kiel (No. 3 S. 254. 255), hat aber kein Wort der Billigung oder Missbilligung dafür, dass nach Oellacher der Kiel gar nicht Produkt eines Keimblattes ist, sondern gewissermassen zwei Keimblättern angehört, folglich von anderen Medullaranlagen grundverschieden ist. Was gab also Calberla doch die Gewissheit, dass der Kiel durch ähnliche

Vorgänge, wie sie bei der Bildung der Medullarfurche konstatirt sind, entstehe, dass er überhaupt ein Produkt des Ektoderms sei? Oder kommt es nach Calberla bei seinen Vergleichen auf den Kiel und seine Entstehung etwa gar nicht an, hält er ihn für einen indifferenteren Theil des Ektoderms, welcher erst durch die Einsenkung der Aussenschicht (Deckschicht) zur Medullaranlage oder derselben einverleibt würde? — Es bleibt kaum etwas anderes übrig als diese Frage zu bejahen, wenn man die beständigen Vergleiche Calberla's zwischen jener Einsenkung und der Medullarfurche anderer Vertebraten und das gleichzeitige völlige Schweigen über die Entstehung des Kiels berücksichtigt. Dann kann ich aber nicht zugeben, dass die gesuchte Uebereinstimmung in der Entwickelung der verschiedenen Central-Nervensysteme durch die Beobachtungen Calberla's evident würde; denn wo finden wir bei den Selachiern, Amphibien und Amnioten, dass zur Bildung der Medullarröhre eine Deckschicht des Ektoderms mit offener oder geschlossener Falte in eine vorher entstandene solide Verdickung der tieferen Schichten sich einsenkte? Eine ähnliche Sonderung von zwei solchen Ektodermschichten fehlt den Selachiern und Amnioten gänzlich und kommt nur noch bei den Amphibien vor, wo aber die Deckschicht nicht nur nicht selbstständig in eine vorgebildete Verdickung der Grundschicht sich einsenkt, sondern innerhalb der Grenzen der von der gesammten Axenplatte ausgeführten Furchenbildung mit der Grundschicht verschmilzt, während gerade die letztere als der bei allen bezüglichen Vorgängen eigentlich thätige Theil sich erweist. Indem also Calberla seinen Vergleich gerade auf den einen Punkt, den gleichen Ursprung der Auskleidung des Centralkanals beschränkt, erstehen aus seiner Darstellung neue Verschiedenheiten, die vorher nicht bekannt waren: bei den Teleostiern betheiligten sich darnach zwei Ektodermschichten mit ganz verschiedenen Vorgängen an der Bildung des Central-Nervensystems, während bei den übrigen Vertebraten dasselbe aus einer einheitlichen Umbildung des ganzen Keimblattes hervorgeht.

Wir finden also, dass Calberla's Beobachtungen, ihre Richtigkeit vorausgesetzt, nicht genügen, um die bezügliche Uebereinstimmung der verschiedenen Vertebraten zu beweisen. Noch schlimmer ist es aber um diesen Beweis bestellt, wenn es sich nun ergibt, dass die einzige von ihm entdeckte Aehnlichkeit, worauf

alle Vergleiche hinauslaufen, auf einem vollständigen Irrthum beruht. Man wird aus meinen vorstehenden Mittheilungen und den beigefügten Abbildungen ersehen, dass die Deckschicht der Forellenkeime niemals in den Kiel hineinwächst, dass in dem letzteren nirgends eine zweiblätterige Fortsetzung der ersteren existirt, und dass sie genau ebenso an den Anlagen des Ohrs der Teleostier (vgl. Taf. IX Fig. 44) und der Amphibien sich verhält, ohne dass dadurch deren Uebereinstimmung mit den gleichnamigen Theilen anderer Wirbelthierembryonen zu bezweifeln wäre. Dagegen habe ich allerdings auf ganz anderem Wege als Calberla, durch die Entwickelungsgeschichte des ganzen Ektodermkieles zu erweisen gesucht, inwiefern derselbe trotz der sich niemals einsenkenden Deckschicht mit der Medullarfurche anderer Vertebraten übereinstimmt.

Und nun komme ich zum letzten hier zu besprechenden Punkt, welche Kritik nämlich Calberla jenen meinen Beobachtungen angedeihen liess. Er erwähnt meine Angaben zweimal (No. 3 S. 230. 255). „Goette spricht vermuthungweise aus, dass der Medullarkanal nicht durch innere Auflösung, in der Art wie Oellacher es beschreibt, entstehe, sondern dass die im Innern des soliden Medullarstranges auftretende Höhle nur der Rest einer durch früheren Seitendruck verloren gegangenen Spalte sei. Die letztere auskleidenden Zellen seien von der äusseren Schicht des Ectoderm durch Wucherungen der inneren Schicht desselben und des mittleren Keimblattes abgeschnürt worden" (?). „Goette's vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht, dass der Medullarcanal nur der Rest der durch Seitendruck zu Grunde gegangenen Rückenspalte (?) sei, ist ohne Mittheilung der Untersuchungen, auf welche diese Ansicht basirt ist, gegeben worden und entzieht sich dadurch einer Beurtheilung." — Ich habe daran zweierlei auszusetzen. Einmal die beschränkte Auswahl unter meinen Angaben, als wenn ich über die Entwickelung des Central-Nervensystems in der That nichts anderes mitgetheilt hätte als eine „Vermuthung" über die Bildung des Centralkanals im soliden Kiel. Dies lässt sich dadurch nicht erklären, dass Calberla eben nur diesen Punkt besonders behandelte, also auch nur die dahin einschlagenden Angaben zu berücksichtigen brauchte. Denn gerade für dieses eine Moment, die Einsenkung der obersten Zellenlage, konnte doch das, was ich über dieselbe oder meine Deckschicht ausführlich mitge-

theilt, nicht irrelevant sein, und hätte zudem eine Beachtung dieser Mittheilungen Calberla vor dem Missverständniss bewahrt, mir gerade das in den Mund zu legen, was ich ausdrücklich bestritt, nämlich irgend eine Betheiligung der Deckschicht an der Bildung des Central-Nervensystems (vgl. das obige Citat: „die erstere auskleidenden Zellen u. s. w.").

Wesentlicher scheint mir aber noch ein anderer Punkt. Calberla legt doch bei seinen Beobachtungen und Vergleichen das Hauptgewicht darauf, dass er gegenüber seinen Vorgängern eine auffallende Verschiedenheit in der Entwickelung des Central-Nervensystems bei den Teleostiern und anderen Vertebraten nicht anerkennt, sondern vielmehr eine wesentliche Uebereinstimmung in beiderlei Fällen nachzuweisen im Stande sei. Dies habe nun ich zuerst und, wie oben zu lesen, mit deutlichen Worten behauptet und motivirt, und zwar an derselben Stelle, aus welcher Calberla lediglich jene angebliche „Vermuthung" bezüglich des Centralkanals zu extrahiren, alles Andere aber zu verschweigen für gut fand. Ein solches Verfahren liesse sich nur dann erklären, wenn Calberla im Recht war, alles was ich in der Sache vorgebracht, für blosse Vermuthungen zu halten, so wie er die allein und zwar unrichtig citirten Angaben für solche Vermuthungen ausgibt. Es wird sich aber Jedermann leicht überzeugen können, dass in allen Eingangs citirten Stellen meiner Arbeiten einschliesslich der von Calberla so eigenthümlich interpretirten nicht im entferntesten von Vermuthungen, sondern von ganz positiven Beobachtungen die Rede ist, dass z. B. meine Worte: „Ich habe mich davon überzeugt, dass sie (die Spalte) weder durch eine Auflösung der inneren Zellen noch stets von unten aufwärts entsteht" (No. 4 S. 186) — nicht so missverständlich sind, dass Calberla sie füglich übersetzen konnte: „Goette spricht vermuthungsweise aus, dass der Medullarcanal nicht durch innere Auflösung entstehe . . ." Auch weiss ich nicht, wie ich mich bei der Einbürgerung einer solchen Interpretationswillkür davor schützen sollte, dass nächstens so und so viele andere meiner Beobachtungen und Untersuchungen, z. B. was ich sonst über die gesammte Entwickelung der Forelle in den entsprechenden Kapiteln desselben Buchs ausgesagt habe, ebenfalls als „Vermuthungen, die sich einer Beurtheilung entziehen", bei Seite geschoben würden. Dem gegenüber konstatire ich also, dass Calberla in völlig unbegründeter Weise

einige meiner Angaben über die Entwickelung des Central-Nervensystems der Forelle für nicht weiter beachtenswerthe Vermuthungen ausgegeben, dagegen alles das von diesen meinen Untersuchungen, was den Kern seiner eigenen Darstellung bildet, nämlich den Nachweis von der Uebereinstimmung dieser Entwickelung mit derjenigen der Medullarröhre anderer Wirbelthiere, obgleich es ihm nicht unbekannt sein konnte, einfach verschwiegen hat. Gegen eine solche Benutzung meiner Arbeiten muss ich mich nachdrücklich verwahren.

Nun noch einige Worte über Calberla's Beobachtungen an Laphobranchiern und Cyklostomen. Wenn das Central-Nervensystem der ersteren sich wirklich so entwickelt, wie Calberla angibt, so stimmen sie mit den Salmoniden eben nicht überein. Da nun seine Beschreibung hinsichtlich der letzteren sich als irrig erwies, so dürfte eine erneute Prüfung jener ersteren Angaben am Platze sein. Dagegen lässt sich aus seinen Abbildungen vom embryonalen Central-Nervensystem der Neunaugen allerdings eine Uebereinstimmung mit demjenigen anderer Wirbelthiere entnehmen. Denn die Einsenkung einer obersten Zellenlage des Ektoderms in den Kiel kann ich daraus nicht ersehen, da die Bildung einer Zellengruppe innerhalb des sich entwickelnden Kiels (No. 3 Fig. 8) sich in solcher Weise nicht deuten lässt. Ich kann jene Abbildungen nur so verstehen, dass auch bei den Neunaugen eine durch Zellenvermehrung angelegte mediane Verdickung des Ektoderms den soliden Kiel anlegt, und darauf seitliche Verdickungen desselben Keimblattes durch Einwanderung in den Kiel denselben in ähnlicher Weise wie bei den Teleostiern weiter ausbilden.

IV. Ueber die Sinnesplatte der Teleostier.

In meiner Entwickelungsgeschichte der Unke habe ich das Vorkommen und die Bedeutung der Sinnesplatte bei Amphibien und Teleostiern besprochen (No. 4 S. 166. 168. 172. 180. 187). Ich habe dabei erwähnt, dass die Entwickelung dieser einheitlichen Anlage der drei höheren Sinnesorgane bei den Amphibien nicht mit der wünschenswerthen Deutlichkeit verlaufe, und dass erst die entprechenden Vorgänge am Forellenkeime ihre ganze Bedeutung klar legten. Da es mir aber bei jener Gelegenheit nicht möglich war, diese letzteren Beobachtungen ausführlicher und mit Zuhilfe-

nahme von Abbildungen auseinanderzusetzen, und daher die kurze Mittheilung wenig beachtet worden sein mag, so will ich die bezüglichen Thatsachen hier zu umfassenderer Darstellung bringen.

Ich gehe aus von der Axenplatte des Forellenkeims, wenn dieselbe in der hinteren Hälfte oder dem Rumpftheile der Embryonalanlage die Kielbildung eben begonnen hat, welche aber in der vorderen Hälfte oder dem künftigen Kopfe schon merklich vorgeschritten ist (Taf. VIII Fig. 17—23). Die wenig vermittelte Höhenzunahme des Kiels beim Uebergange aus dem Rumpfe in den Kopf ermöglicht eben schon zu so früher Zeit, die Grenze beider Abschnitte mit einiger Sicherheit zu bestimmen (vgl. Taf. VII Fig. 10, Taf. VIII Fig. 19. 20).

In der hinteren Hälfte des Rumpfes[1]) ist der etwas asymmetrisch angelegte Kiel nur schwach angedeutet, und geht lateralwärts noch ganz unmerklich in die Seitentheile der Axenplatte über, deren Anschwellung sich nach aussen ganz allmählich verliert (Fig. 17). In der Rumpfmitte, wo auch die oberflächliche Furche gut ausgeprägt ist, sondert sich der nach unten stärker vorragende mediane Kiel schon etwas deutlicher von den Seitentheilen ab, indem deren horizontale Unterfläche mit merklicher Biegung in die abfallenden Seitenflächen des Kiels übergeht (Fig. 18). — Beim Uebergang in den Kopftheil der Embryonalanlage und im hinteren Abschnitt desselben treten dieselben Verhältnisse zwischen Kiel und Seitentheilen der Axenplatte in Folge der Höhenzunahme des ersteren um so schärfer hervor (Fig. 19. 20). Dagegen erfahren sie in der davorliegenden mittleren und vorderen Kopfregion eine gewisse Verschiebung dadurch, dass die Seitentheile neben dem Kiel und abwärts bedeutend anschwellen, ihre Unterfläche daher nicht mehr annähernd horizontal, sondern schräg abwärts auf die Seite des Kiels ausläuft, dieser also nur mehr mit seiner kleineren unteren Hälfte zwischen den verdickten Seitentheilen frei hervortritt (Fig. 21). Würden dabei die Grenzen zwischen diesen drei Theilen völlig verwischt werden, so könnte man jene angeschwollenen medialen Hälften der Seitentheile einfach zum Kiel

1) Von dem eigentlichen Hinterende der Embryonalanlage (Schwanzknospe Oell.), wo die beiden ursprünglichen Keimschichten (Ekto-, Entoderm) ineinander übergehen, also Sonderungen längere Zeit ganz fehlen (Taf. VII Fig. 10), wird hier überhaupt nicht die Rede sein.



rechnen und von einer ausserordentlichen Verbreiterung desselben in jener Gegend sprechen. Es erhalten sich aber jene Grenzen dort sehr deutlich in Form einer flachen Furche zwischen den jederseits winkelig zusammenstossenden Flächen des Kiels und der Seitentheile, welche Furche rückwärts ganz kontinuirlich in die gleiche Grenzfurche der hinteren Kopfgegend und des Rumpfes hinüberführt. Ich werde sie die mediale Grenzfurche nennen. Also auch in jener mittleren und vorderen Kopfgegend bleiben der unpaare mediane Kiel und die Seitentheile der Axenplatte gesondert. Ebendort lässt sich aber bereits noch eine andere Sonderung erkennen, welche für die weiteren Beobachtungen von Wichtigkeit ist. Die verdickte mediale Hälfte jedes Seitentheils grenzt sich auch gegen dessen laterale Hälfte in ähnlicher Weise wie gegen den Kiel durch eine flache Furche an ihrer Unterfläche ab (Fig. 21. 23), deren Entwickelung in der hinteren Kopf- und der vorderen Rumpfgegend allerdings noch nicht regelmässig eingetreten, aber stellenweise doch nicht zu verkennen ist, wenn man ihre Ausbildung auf der folgenden Entwickelungsstufe vergleicht. Sie soll die laterale Grenzfurche heissen; ihre Bedeutung wird aus Folgendem erhellen.

Ich habe schon in der vorigen Abhandlung auseinandergesetzt, dass die Axenplatte nicht mit der gesammten sie anfangs zusammensetzenden Zellenmasse in das Central-Nervensystem und die Empfindungsapparate der drei höheren Sinnesorgane aufgeht, sondern dass sie bei ihrer Zusammenziehung zur Medianebene in den lateralen Theilen des Keimblattes unter der Deckschicht eine Zellenlage für die Oberhaut zurücklässt. Sie kann mithin nicht als die gerade vorliegende Zellenmasse, sondern nur als der Ausdruck eines Vorgangs, nämlich der Anhäufung der zur Medianebene vorrückenden Zellen, für die Anlage der genannten Organe gelten (S. 148). Dies bezieht sich natürlich gerade auf die Seitentheile jener Platte, welche aber nur in der hinteren Rumpfgegend ganz ohne Absonderung gegen den Kiel, unmerklich und gleichmässig in demselben zusammenfliessen (Fig. 17). In der vorderen Rumpfhälfte und im Kopfe, wo die erwähnten Grenzfurchen bestehen, erfolgt jederseits zwischen ihnen eine gewisse Anstauung der vorrückenden Zellen, welche in der Folge noch kenntlich bleibt, wenn die Anschwellung jenseits der lateralen Grenzfurche schon geschwunden ist (Fig. 21 u. flg.). Und diese polsterförmige Zu-

sammenziehung der Seitentheile unmittelbar neben dem Kiel verschwindet weiterhin nicht unmerklich wie deren laterale Hälften, sondern schliesst sich entweder als Ganzes dem Central-Nervensystem an oder unterliegt ausserhalb desselben besonderen Umbildungen, sodass man sie als von der Axenplatte abgesonderte, eigenthümliche Anlage anerkennen muss. Ihre späteren Schicksale im Kopfe rechtfertigen ihre Bezeichnung als Sinnesplatte.

Kehren wir nun zur Betrachtung des oben beschriebenen Entwickelungsstadiums der Axenplatte zurück, so finden wir, dass die Sinnesplatte namentlich in der mittleren und vorderen Kopfregion sich zu sondern beginnt, bevor die seitlich davon gelegenen Theile der Axenplatte geschwunden, d. h. ihre Verdickungen sich völlig in die Sinnesplatte zusammengezogen haben. — Verfolgt man die Durchschnitte von der Mitte des Kopfes bis an sein vorderes Ende, so zeigt sich eine fortschreitende Abnahme in der Höhe und Breite des Kiels und der ihn einfassenden Seitenplatte. An dem Durchschnitt, auf welchem der äusserste Zipfel des Kiels zu sehen ist, lässt derselbe die vor ihm in der Medianebene zusammengerückten beiderseitigen Sinnesplatten durchschimmern (Fig. 22); auf dem darauffolgenden Durchschnitt sind sie in derselben Lage allein zu sehen (Fig. 23). Es umkreisen also die beiden Sinnesplatten den zwischen ihnen befindlichen Kiel oder den Hauptheil der Hirnanlage — einige Abschnitte der Sinnesplatte treten später noch in dieselbe ein — vollständig, zeigen aber doch schon in den verschiedenen Regionen einen gewissen Wechsel in ihren Lagebeziehungen zu demselben, indem sie in der hinteren und der vordersten Region (Ohr- und Nasengegend) von der Hirnanlage am stärksten abgesondert im Niveau des übrigen Keimblattes (Oberhaut) bleiben (Fig. 20. 22. 23), mit den dazwischen liegenden mittleren Abschnitten (Augengegend) aber an den Seiten des Hirns tiefer hinabreichen und ihm sich enger anschliessen (Fig. 21).

Durchmustern wir in derselben Weise die Querdurchschnitte eines zweiten etwas älteren Embryo, so zeigt sich bereits ein merklicher Fortschritt in den eben besprochenen Sonderungen (Fig. 24—31). — In dem grösseren Theile des Rumpfes ist der Kiel der Axenplatte schmäler geworden, ragt aber entschiedener nach unten vor, weil die ihm ohne scharfe Grenze angeschlossenen Seitentheile merklich verdünnt sind, indem der grössere Theil ihrer Masse schon in den ersteren übergewandert ist (Fig. 24). Es findet

dort eben keine Zusammenziehung jedes Seitentheils zu einer solchen Anlage, wie es die Sinnesplatte im Kopfe ist, statt, sondern die gesammte Axenplatte geht ganz allmählich in den unpaaren medianen Kiel, die Anlage des Rückenmarks, über. Dieselbe Bedeutung hat sie nun allerdings auch im vordersten Abschnitte des Rumpfes (Fig. 25); doch erfolgt dort immerhin, wohl in Anpassung an die unmittelbar anstossende Kopfpartie, eine Zusammenziehung jedes Seitentheils zu einem abwärts ausgebauchten Polster, bevor er in den Kiel völlig aufgenommen wird. Diese auf den Rumpf übergreifende Fortsetzung der Sinnesplatte ist aber so schmal und der kielförmigen Hauptanlage des Rückenmarks so eng angeschlossen, dass es ersichtlich ist, wie eine geringe Zusammenziehung der ganzen Masse in der Höhe jener beiden Seitenpolster genügen muss, um deren Selbstständigkeit aufzuheben, sie in den eigentlichen Kiel aufzunehmen (vgl. Fig. 4. 5. 25. 32). Wichtig ist aber diese Bildung des vordersten Rumpfabschnitts, weil sie die vollständige Kontinuität und Identität zwischen den Seitentheilen der Axenplatte des Rumpfes und den Sinnesplatten des Kopfes sicherstellt, wovon man sich an den fortlaufenden Querschnitten überzeugen kann.

In dem hintersten Kopfabschnitte sieht man nämlich mit der Höhenzunahme des Kiels auch die polsterförmig vorspringenden Seitentheile stärker entwickelt, zugleich aber auch durch Vertiefung der medialen Grenzfurche vom Kiel schärfer gesondert; und dadurch sind bereits die hinteren Ausläufer der eigentlichen Sinnesplatten gekennzeichnet (Fig. 26). Denn unmittelbar davor ist durch eine weitere Vertiefung derselben Grenzfurche oder eine starke Einschnürung zwischen dem Kiel, der eigentlichen Hirnanlage, und der Sinnesplatte die letztere wieder ganz in das Niveau des übrigen Keimblattes oder der Oberhaut gerückt und so in die Anlage des Ohrbläschens verwandelt (Fig. 27). Die Hirnanlage dieser Gegend erscheint durch die Abschnürung der Ohranlagen aufwärts geradezu verschmälert und unterscheidet sich dadurch merklich von jenem vordersten Rückenmarksabschnitt, welcher durch die sich eben vollziehende Aufnahme der Fortsetzungen der Sinnesplatte aufwärts ganz besonders stark verbreitert ist (Fig. 25), — ein Unterschied, welcher sich später wieder ausgleicht, aber auf der eben in Rede stehenden Entwickelungsstufe für die Feststellung der gleichwerthigen Theile nicht ohne Bedeutung ist. Auch will ich

nicht versäumen, darauf aufmerksam zu machen, dass lateralwärts von den Ohranlagen sich noch je eine schwächere polsterförmige Verdickung der Grundschicht befindet, nämlich der in die Sinnesplatte noch nicht einbezogene Saum der ursprünglichen Axenplatte, wie sich aus einem Vergleich mit der entsprechenden Gegend der folgenden Entwickelungsstufen ergibt, wo sich an die Ohranlage unmittelbar die gleichmässig dünne Oberhaut anschliesst (Fig. 26. 27, Taf. IX Fig. 33. 37). Ich hebe dies desshalb besonders hervor, weil derselbe Theil in der vorderen Kopfhälfte weniger schnell schwindet und daher Verwechselungen mit gewissen später an derselben Stelle auftretenden Oberhautverdickungen von ganz anderer Bedeutung veranlassen kann.

Auf der vorigen Entwickelungsstufe fanden wir, dass die Sinnesplatte des Hinterkopfes nach vorn zu sich ganz allmählich verdickte und am Kiel tiefer hinabrückte, bis sie demselben ebenso innig angeschlossen erschien wie am vorderen Rückenmarksabschnitt des vorliegenden zweiten Stadiums (vgl. Fig. 21. 25). Auch jetzt lassen sich aus der mittleren Kopfregion ganz ähnliche Durchschnitte gewinnen, welche den unten nur zu einem Dritttheil frei vorragenden Kiel in seinen oberen zwei Dritttheilen mit den mächtig angeschwollenen Sinnesplatten verbunden zeigen, sodass die bauchig vorgewölbte Unterfläche der letzteren von der künftigen Oberhaut ziemlich steil abfällt (Fig. 30). Und zwar kann man diese am stärksten entwickelten, zugleich aber auch mit der Hirnanlage am breitesten zusammenhängenden Abschnitte der Sinnesplatte bereits als Anlagen der Augenblasen bezeichnen. Es fehlt aber nunmehr der früher vorhandene kontinuirliche Verlauf der Grenzfurchen, namentlich der medialen, von der Ohrgegend bis zu der geschilderten Augengegend, wie sich aus einer näheren Betrachtung der aus der Zwischenstrecke ausgewählten zwei Durchschnitte ergibt. Der weiter hinten gelegene Schnitt (Fig. 28) zeigt einen ebenso schmalen Kiel wie die Ohrgegend und ähnlich gelagerte, annähernd horizontale Sinnesplatten; die letzteren gehen aber nach dem Schwund ihrer medialen Grenzfurche ganz unmerklich und ohne bestimmte Grenze in den Kiel über, ungefähr so wie die Seitentheile der Axenplatte mitten im Rumpfe. Der zweite jener Durchschnitte (Fig. 29) zeigt ein ähnliches Verhalten, nur reichen die Sinnesplatten in Anpassung an die davorliegenden Augenanlagen tiefer hinab, sodass der Mangel ihrer Ausbauchung

und der sie begrenzenden Furchen und damit die Verschmelzung von Kiel und Sinnesplatten zu einer Masse noch deutlicher hervortritt als am ersten Durchschnitt. Der Uebergang dieses Abschnittes der Sinnesplatte in die Augenanlagen wird durch eine polsterförmige Anschwellung der Platte unter Wiedererscheinen der Grenzfurchen vermittelt. Doch ersieht man aus horizontalen Durchschnitten solcher Keime (Taf. VII Fig. 8), dass an der hinteren Grenze der Augenanlagen bereits eine seitliche Einschnürung entstanden ist, welche die letzteren von den dahinterliegenden Theilen der Sinnesplatte bis zu einem gewissen Grade trennt; etwas jüngere Keime zeigen (Fig. 7), dass diese Einschnürung anfangs nur in der Tiefe existirt, also von unten aus allmählich über die ganze Höhe der Sinnesplatte sich erstreckt. Doch durchschneidet sie dieselbe noch nicht vollständig, sodass die dahinter liegenden Zwischenformen der Sinnesplatte noch immer den Uebergang von den bereits ausserhalb des Hirns befindlichen Ohranlagen zu den schon als Seitentheile desselben erscheinenden Augenanlagen vermitteln und daher noch immer die ursprüngliche Gleichwerthigkeit der beiderlei Anlagen bekunden. Anderseits lässt sich am Schwunde der medialen Grenzfurche und an der Abnahme der Vorwölbung der Sinnesplatten auf der Strecke zwischen jenen beiden ausgeprägten Sinnesanlagen erkennen, dass sie ihre Selbstständigkeit dort aufgeben, um allmählich spurlos in das Hirn aufzugehen, wie die gleichwerthigen Seitentheile der Axenplatte des Rumpfes in das Rückenmark einbezogen werden. Es haben also die Unterschiede zwischen den einzelnen Abschnitten der Sinnesplatte, welche auf der vorigen Entwickelungsstufe eben nur angedeutet waren, sich nunmehr so weit entwickelt, dass, obwohl die Kontinuität der Sinnesplatte noch nicht unterbrochen ist, ihre divergente Umbildung in der Ohr-, der Augengegend und der dazwischenliegenden Strecke deutlich zu erkennen ist. — Ueber die Form der gesammten Augenanlage wäre noch insbesondere hervorzuheben, dass während ihr hinterer Theil vor der beschriebenen Einschnürung sich halbkugelig zur Seite ausladet, sie nach vorn immer schmächtiger wird und gewissermassen unmerklich in das vordere Stirnende ausläuft (Fig. 8), wo ihre ursprüngliche Fortsetzung oder der vorderste Abschnitt der Sinnesplatte, wie das Folgende lehren wird, bereits selbstständig geworden ist.

Betrachten wir zunächst den schon erwähnten horizontalen

Durchschnitt eines etwas jüngeren Keims, welcher im Alter eher zur vorigen Entwickelungsstufe gehört (Fig. 7), und vergleichen dessen vorderste Partie mit den entsprechenden Querdurchschnitten (Fig. 22. 23), so lässt sich daraus entnehmen, dass die Sinnesplatte dort, wo sie das breite und runde Vorderende des Hirns umkreist, noch völlig kontinuirlich mit demselben zusammenhängt. Dort aber, wo sie aus dem seitlichen in den queren Verlauf übergeht, bemerkt man jederseits eine Kerbe, welche jenen vordersten Abschnitt der Sinnesplatte gegen die Augenanlage abgrenzt, ähnlich wie die letztere durch die oben erwähnte Einschnürung nach hinten abgesondert wird (Fig. 7). Dies ist nun die Vorbereitung zu dem Zustande, den wir an derselben Stelle der zweiten Entwickelungsstufe antreffen (Fig. 8. 31). Das Hirn schliesst alsdann nicht mehr unmittelbar vor den Augenanlagen mit einer breiten queren Bogenlinie ab, sondern sein stumpfes Ende ist in eine Spitze ausgewachsen, welche zwischen die beiden Endabschnitte der Sinnesplatten eingekeilt, denselben eine seitliche Lage anweist. Zugleich ist es aber durch eine spaltförmige Fortsetzung der medialen Grenzfurche von jenen Theilen der Sinnesplatten und einem schmalen sie verbindenden Oberhautstreifen völlig getrennt (Fig. 31). Und der zugehörige horizontale Durchschnitt (Fig. 8) zeigt, dass die früher bestandenen seitlichen Kerben der Sinnesplatten mit jener rund um das Stirnende verlaufenden Trennungsspalte zusammengeflossen sind, sodass die vordersten Abschnitte der Sinnesplatten, vom Hirn wie von den Augenanlagen völlig geschieden, nur noch mit der Oberhaut allseitig zusammenhängen, welchen Zusammenhang sie als die Anlagen der Nasengruben dauernd behalten. Wie diese beiden, anfangs in der Medianebene vor dem Hirn zusammenstossenden Anlagen durch die zwischen sie sich einkeilende Hirnspitze auseinandergezogen und durch Oberhauttheile getrennt werden, erhellt aus den Fig. 7—9. 22. 23. 31. Wenn man sich dessen erinnert, was ich oben über die Beziehungen der Seitentheile der Axenplatte zu den später an ihre Stelle tretenden Oberhauttheilen gesagt habe, wird man verstehen, dass auch die zwischen den beiden Nasengruben auftretende Oberhaut nicht als Produkt der Sinnesplatte aufgefasst werden darf.

Die folgenden Entwickelungsstufen bieten für die Sonderung der einzelnen Sinnesplattenabschnitte keine wesentlich neuen Momente mehr, sondern nur die Ausführung der bereits angedeuteten.

Ich werde sie daher kürzer besprechen und nur wenige Einzelheiten hervorheben.

An dem hier zuerst zu erwähnenden Embryo (Taf. IX Fig. 32—36) ist die Anlage des Rückenmarks vollständig in den Kiel zusammengezogen, sowohl in den hinteren und mittleren Rumpfabschnitten, wo die Seitentheile der Axenplatte allmählich und unmerklich in den Kiel zusammenfliessen, als auch dicht hinter dem Kopfe, wo dieselben zuerst jederseits zu einer die mittlere kielförmige Hauptanlage einfassenden Fortsetzung der Sinnesplatte sich umgebildet hatten (Fig. 32, vgl. Fig. 25). Diese Sonderung ist jetzt verschwunden und der einfache Kiel zeigt nur durch die ansehnliche Verbreiterung in seinem oberen Theile die Gegend an, wo vorher die Fortsetzungen der Sinnesplatten als gesonderte Seitentheile neben ihm lagen. An ihrer Stelle schliessen sich jetzt dem Kiel jederseits unmittelbar Theile der Oberhaut mit nur einer Zellenlage in der Grundschicht an (vgl. Fig. 5), welche erst an der Grenze des Kopfes durch eine leichte Anschwellung den Anfang der Sinnesplatte bezeichnet. Die letztere besitzt also auf dieser Entwickelungsstufe keine Fortsetzung im Rumpfe mehr und läuft dort unmittelbar in die neben dem Rückenmark liegenden Oberhautpartien aus. Es ist daher auch nicht mehr möglich, die Sinnesplatten als Aussentheile der Axenplatte zu erweisen oder ohne Berücksichtigung der früheren Zustände ihre richtigen ursprünglichen Homologa in den oberen Theilen des Rückenmarks auch nur zu vermuthen. Vielmehr wird jede Untersuchung, welche erst mit dem vorliegenden Stadium beginnt, oder erst in diesem die einzelnen Anlagen von einander zu unterscheiden vermag, die Sinnesplatten für gleichwerthig erklären müssen den neben dem Rückenmarke befindlichen Oberhauttheilen, in welche sie unmittelbar auslaufen; insbesondere werden zunächst die hinteren Abschnitte jener Platten, die vom Hirn noch weiter als früher abgeschnürten Ohranlagen als Verdickungen der Oberhaut oder doch des peripherischen Ektoderms erscheinen (Fig. 33). Aus den früheren Befunden wissen wir aber, dass der nunmehr vorliegenden Trennung der Ohranlagen vom ganzen Central-Nervensystem nicht nur ein direkter Zusammenhang derselben mit dem daneben befindlichen Hirn, sondern ebensowohl eine unmittelbare Fortsetzung in die dahinterliegende Rückenmarksanlage voranging (Fig. 25—27), dass mithin die Ohranlagen aus der allgemeinen Anlage des Central-Nervensystems ausgeschiedene Theile

sind. Sie zeigen jetzt übrigens schon eine leichte Einsenkung ihrer Grundschicht, über welcher die abgehobene Deckschicht bisweilen ebenso wie über der Rückenfurche des Central-Nervensystems ausgespannt ist (Fig. 33).

Auf der Strecke zwischen der Ohr- und der Augenanlage ist die Sinnesplatte ziemlich unkenntlich geworden, indem beide Grenzfurchen kaum in Spuren und jedenfalls nicht mehr kontinuirlich nachweisbar sind (Fig. 34). Die Aufnahme dieser Abschnitte der Sinnesplatten in das Hirn wird durch dessen obere Verbreiterung und allmähliches Auslaufen in die Oberhaut angedeutet. — Geht man nun bis zur Augengegend vor, so ist selbst der Uebergang der eben genannten Reste der Sinnesplatten in die Augenanlagen nicht mehr evident (Fig. 35. 36). Denn diese sind nicht nur stärker vorgewölbt, sondern durch ein medianwärts gerichtetes Vordringen der lateralen Grenzfurche zwischen sie und die Oberhaut von der letzteren abgelöst und erscheinen daher nur noch als seitliche Ausladungen des Hirns unter dem Niveau der Oberhaut (Fig. 36). Es findet sich hier gewissermassen das Gegentheil von dem Verhalten der Ohranlagen: diese präsentiren sich als vom Hirn geschiedene Oberhauttheile, die Augenanlagen zur selben Zeit als Seitentheile des Hirns, welche aber nicht mehr wie früher den Uebergang desselben in die seitwärts liegende Oberhaut vermitteln, sondern in der vollen Ablösung von ihr begriffen sind. Es müssen daher solche Bilder, für sich allein betrachtet oder lediglich mit ähnlichen Befunden an höheren Vertebraten verglichen, den Anschein erzeugen, als wären die Augenanlagen nicht nur nicht aus den in die Oberhaut übergehenden Seitentheilen der Axenplatte, sondern erst als secundäre Auswüchse des sich von der Oberhaut bereits abschnürenden Hirns entstanden. Und doch lehren die früheren Zustände der ganzen Axenplatte (vgl. Taf. VIII), dass die Augenanlagen nicht mehr und nicht weniger Auswüchse des Hirns sind als die Ohranlagen, und dass, wenn wir sie nach ihrem phyletischen Ursprunge als Hirntheile betrachten wollen, sie bei der Forelle jedenfalls ebenso frühe wie die Ohranlagen als besondere Theile von der eigentlichen Hirnanlage zu unterscheiden sind, mit welcher sie nur die ursprüngliche unmittelbare Verbindung niemals aufgaben.

Ueber die Form der ganzen Augenanlagen und über ihre Trennung von den Anlagen der Nasengruben ist hier nur das zu

wiederholen, was schon für die zweite Entwickelungsstufe angegeben war. — Auf der letzteren war aber der äusserste Saum der Axenplatte noch überall jenseits der lateralen Grenzfurche zu sehen (Fig. 25—31); jetzt ist er nicht mehr zu erkennen, also in die eigentliche Sinnesplatte einbezogen. Nur darf man damit nicht gewisse leichte und zum Theil etwas eingedrückte Oberhautverdickungen verwechseln, welche schon jetzt in der Augengegend, aber immer in einiger Entfernung von der Sinnesplatte und ihren Erzeugnissen auftreten (Fig. 35. 36) und auf deren Bedeutung ich noch zurückkomme.

In der 4. Serie von Querdurchschnitten (Fig. 37—40) zeigt die Ohrgegend ausser einer merklichen, aber vergänglichen Einbuchtung der ganzen Ohranlagen nichts Neues (Fig. 37). In der darauffolgenden Uebergangsstrecke ist eine Verschmälerung der oberen, durch die Anlagerung der Sinnesplatten früher bedeutend verbreiterten Hirnhälfte zu erkennen (Fig. 38. 39). Auch diese Verkleinerung des Querdurchschnittes lässt sich ebenso wie ich es schon vom Rückenmark anführte, nämlich durch eine Massenverschiebung erklären, indem nachweislich gerade dieser Hirnabschnitt zwischen Auge und Ohr eine bedeutende Verlängerung erfährt, wobei die Zellenmasse zum Theil aus der queren in die Längsrichtung umgelagert wird (vgl. Taf. VII Fig. 10. 11). Mit dieser Zusammenziehung der obersten Hirntheile jener Gegend dürfte es wohl im Zusammenhange stehen, dass dort die letzten noch nicht völlig ins Hirn aufgenommenen Reste der Sinnesplatte wieder wulstförmig hervortreten. Wo nämlich die eigentliche Ohranlage nach vorn verstreicht, ist die laterale Hälfte ihrer geraden Fortsetzung schon beinahe ganz auf eine Zellanlage der Grundschicht reducirt, also in Oberhauttheile verwandelt, während die mediale Hälfte zu einem zwischen Hirn und Oberhaut vortretenden kleinen Wulst zusammengedrängt ist, der von zwei Furchen an seiner Unterseite eingefasst, erst dicht hinter den Augenanlagen mit dem Hirn völlig verschmilzt (Fig. 38. 39). Der frühere Uebergang dieses Theils der Sinnesplatte in die Augenanlage ist aber jetzt ganz unterbrochen, indem die quere Einschnürung hinter der letzteren nicht nur sich vertieft hat, sondern auch mit den anderen Trennungsspalten zusammenfliesst, welche von den früheren Grenzfurchen aus das Auge sowohl von der darüberliegenden Oberhaut wie vom Hirn, und zwar von unten und hinten her ablösen (Fig. 40).

Es versteht sich daraus, dass der erwähnte wulstförmige Rest der Sinnesplatte nach vorn in die über dem Auge liegende Oberhaut ausläuft, also mit diesem selbst nicht mehr direkt zusammenhängen kann. An Sagittaldurchschnitten jüngerer Embryonen (vgl. Taf. VII Fig. 10) sieht man, dass jener rudimentäre Theil der Sinnesplatte in ähnlicher Weise sich auch von der Ohranlage zu trennen beginnt, sodass in der Folge diese letztere und die Augenanlage nicht durch eine einfache Unterbrechung in der Kontinuität der Sinnesplatte, wie diejenige zwischen Auge und Nasengrube, sondern durch die Aussonderung eines zwischenliegenden Abschnittes jener Platte getrennt werden, und dass daher gleich anfangs ein ansehnlicher Zwischenraum zwischen ihnen entsteht, welcher sich später durch die Verlängerung der betreffenden Hirnparthie noch bedeutend vergrössert (vgl. Fig. 11).

Die weitere Umbildung der Anlagen der Nasengrube ist so einfach, dass ich darüber nichts weiter erwähnen will. Dagegen muss ich hier noch einmal darauf zurückkommen, was ich schon für die vorige Entwickelungsstufe angab, dass nämlich die Zellenanhäufung ausserhalb der Sinnesplatte und ihrer Erzeugnisse, welche ich früher als den äussersten in die Sinnesplatte noch nicht aufgenommenen Saum der Axenplatte bezeichnete, nicht mehr existirt. Verdickt erscheinen allerdings die neben der vorderen Hirnhälfte liegenden Oberhauttheile (Fig. 39. 40); dies rührt aber nicht daher, dass die Zellen der Grundschicht mehrfach geschichtet wären, wie früher, sondern daher, dass sie dort viel höher geworden sind. Auch senken sich diese Theile, was ich früher nur an einer Stelle bemerkte (Fig. 35. 36), jetzt und auf den folgenden Entwickelungsstufen in immer grösserer Ausdehnung ein, was endlich zur Bildung von in die Tiefe wachsenden Falten führt (Fig. 43. 45). Von diesen verläuft die erste ziemlich horizontal um den ganzen Vorderkopf und stellt das Homologon einer Mundbucht dar; die übrigen liegen schräg hinter einander und stellen die äusseren Mündungen der Schlund- oder Kiemenspalten dar. Ganz abgesehen davon, dass diese Falten also nicht längs der Ränder der Sinnesplatte verlaufen, darf man ihre Anlagen auch schon deshalb nicht mit dem äussersten Saum der Axenplatte verwechseln, weil dieser in einer in die Sinnesplatte sich fortsetzenden Zellenanhäufung besteht, während die der Faltenbildung vorausgehende Verdickung der Oberhaut nur auf einer Umbildung der in einer Lage angeordneten Zellen beruht. Auch wäre

jene Verwechselung nur in der vorderen Kopfhälfte zu befürchten (vgl. Fig. 30. 35. 36. 40. 43), denn weiter hinten beginnt die Faltenbildung nicht unmittelbar nach dem Schwunde des Saumes der Axenplatte, sondern erst längere Zeit nachdem dort eine einfache und gleichmässige Oberhaut bestanden (vgl. Fig. 27. 33. 37. 41. 44). Und dieser Umstand bestätigt wiederum die Bedeutung der gleichen vorderen Falten als blosser Oberhautbildungen.

Aus den Durchschnitten eines noch älteren Embryo (Fig. 41—43) ergibt sich, dass die Einsenkung der Ohranlagen ähnlich wie diejenige des Central-Nervensystems im Schwinden begriffen ist, indem die ganze Platte sich zusammengezogen und nach innen zu bedeutend verdickt hat (Fig. 41). Dass dieser Gestaltveränderung die Bildung einer Art geschlossener Falte oder Tasche zu Grunde liegt, ist leichter zu erkennen als am Central-Nervensystem; und zwar kommt die Faltung gerade an der grosszelligen tiefsten Schicht zum deutlichen Ausdruck, während das Centrum, wo später die Höhle entsteht, von unregelmässig gelagerten kleinen Zellen ausgefüllt ist. Diese Zusammenziehung der Ohranlage lässt natürlich an die von deren Randtheilen vorher eingenommenen Stellen die Oberhaut treten; und daher kommt es, dass die Ohranlagen alsdann weder bis an den davorliegenden wulstförmigen Rest der Sinnesplatte, noch bis an die Grenze des Rumpfes reichen. Es ist somit, nachdem zuerst die Nasen-, dann die Augenanlagen aus dem Bestande der kontinuirlichen Sinnesplatte ausschieden, zuletzt auch die Ohranlage völlig selbstständig geworden. — Der zwischen Ohr und Auge liegende, mit dem Hirn breit zusammenhängende Wulst (Fig. 42) ist bei den nächstälteren von mir untersuchten Embryonen nicht mehr zu sehen (Fig. 45), und also höchst wahrscheinlich ins Hirn hineingezogen. Immerhin könnte man auch an andere Schicksale desselben denken, und zwar mit Rücksicht auf neuere Angaben über den Ursprung der Spinalnerven (Balfour) daran, dass er nach seiner Ablösung von Hirn und Haut etwa das Ganglion Gasseri bildete. Diese Möglichkeit kann ich aber nicht bestätigen; denn an jenen selben Embryonen, welchen er fehlt, ist in dem darunterliegenden, noch beinahe ganz ungesonderten mittleren Keimblatte eine entsprechende abgegrenzte Zellenmasse nicht zu entdecken. Ich muss daher annehmen, dass jener Rest der Sinnesplatte völlig ins Hirn aufgenommen wird und dadurch die bedeutende Lücke zwischen jenen Erzeugnissen

der Sinnesplatte (Ohr, Auge) entsteht, welche in der Folge durch die Verlängerung des bezüglichen Hirnabschnittes noch ansehnlich zunimmt. — Die schon auf der vorigen Entwickelungsstufe vorgeschrittene Abschnürung der grösseren hinteren Hälfte der Augenanlage vom Hirn ist jetzt soweit gediehen, dass die letztere, deren Aushöhlung eben begonnen hat, nur noch an ihrem Vorderende mit dem Hirn kommunicirt, wo dasselbe auch niedriger ist und zwischen den beiden Augenanlagen nach oben in dem Masse vorragt, als deren Stiele (die künftigen Sehnerven) auch von oben her zusammengeschnürt werden (Fig. 43). Von diesen Stielen an ziehen sich die länglichen Augenblasen horizontal neben dem Hirn nach hinten hin (Taf. VII Fig. 9).

Die letzte der hier vorzuführenden Durchschnittsreihen (Fig. 44—46) lässt die definitiven Schicksale der Sinnesplatte vollkommen übersehen. Die Ohranlagen sind eben in der Abschnürung von der Oberhaut begriffen, wobei auch die Bildung einer inneren Höhle erfolgt (Fig. 44). Doch will ich nicht behaupten, dass dabei nur dielben Vorgänge Platz greifen, wie bei der Aushöhlung des Central-Nervensystems; die letztere sah ich nur durch Auseinanderweichen der Zellen entstehen (Fig. 6), während bei den Ohranlagen thatsächlich eine centrale Zellenmasse der Auflösung anheimzufallen scheint (vgl. No. 4 S. 333). Jedenfalls zieht auch dann die Deckschicht glatt über die eigentliche Ohranlage hinweg. — Das Hirn ist indessen vollkommen von der Oberhaut getrennt und oben abgerundet, sodass auch auf der Strecke zwischen Ohr und Auge keine Spur der früher dort seitlich vorragenden Sinnesplattenreste zu erkennen ist (Fig. 45). — An den Augenblasen ist die Zusammenschnürung der Stiele deutlich (Fig. 46); die Anlagen der Nasengruben behalten zum Unterschied von den Ohranlagen, mit denen sie die Abschnürung vom Hirn gemein haben, den Zusammenhang mit der Oberhaut, sodass sie später wie Einstülpungen derselben erscheinen (vgl. Fig. 9).

Ich stelle nun die Hauptergebnisse meiner Untersuchung über die Sinnesplatte des Forellenembryo kurz zusammen.

1. Eine schildförmige Verdickung des Ektoderms, die **Axenplatte**, ist die gemeinsame Anlage des Central-Nervensystems und der Empfindungsapparate der drei höheren Sinnesorgane.

2. In Folge ihrer Zusammenziehung von beiden Seiten gegen die Medianebene sondert sie sich in ihrer ganzen Länge alsbald

in drei Theile, einen unpaaren, medianen Kiel und demselben angeschlossene flache Seitentheile. Sie sind im Kopfe stärker entwickelt als im Rumpfe.

3. Im Rumpfe ziehen sich die Seitentheile successiv in den Kiel zusammen, bis sie ganz in ihn aufgenommen sind, worauf dieser allein die Anlage des Rückenmarks darstellt. Dieser Vorgang erfolgt im grössten Theile des Rumpfes unmerklich und ohne jede bestimmte Abgrenzung der Seitentheile gegen den Kiel; hinter dem Kopfe aber verwandeln sich dieselben jederseits in ein durch zwei Furchen begrenztes Polster, welches darauf im Ganzen in den Kiel hineingezogen wird.

4. Diese Bildung wohlumschriebener Seitenpolster der Axenplatte setzt sich kontinuirlich in den Kopf fort, wo dieselben als Sinnesplatten zum grössten Theil in die von der kielförmigen Anlage des Hirns gesondert bleibenden Anlagen der drei höheren Sinnesorgane übergehen und nur zwischen Ohr und Auge ähnlich wie die homologen Theile des Rumpfes in das Rückenmark, so in das Hirn einbezogen werden.

5. Im hinteren Abschnitte des Kopfes schnürt sich die Sinnesplatte jederseits vom Hirn und von der Oberhaut völlig ab und bildet so das Gehörbläschen; davor wird sie auf einer gewissen Strecke unter abnehmender Sonderung wieder spurlos in das Hirn aufgenommen; in der vorderen Kopfhälfte reicht sie bei zunehmender Mächtigkeit am Hirn tiefer hinab, und indem sie sich von der Oberhaut völlig löst, schnürt sie sich vom Hirn nur bis zu ihrem vorderen Ende ab, welches den Zusammenhang mit dem ersteren dauernd erhält, — daraus wird die horizontal liegende Augenblase mit ihrem vorderen Stiel (Sehnerv). Vor dem Auge trennt sich die Sinnesplatte wieder vollständig vom vorderen Hirnende ab, um neben demselben in voller Kontinuität mit der Oberhaut zu bleiben und so die Anlagen der Nasengruben zu bilden.

6. Die Empfindungsapparate der drei höheren Sinnesorgane haben also als Erzeugnisse einer gemeinsamen Grundlage, der Sinnesplatte, einen gleichwerthigen Ursprung. Da nun andere Theile derselben Sinnesplatte und deren Homologa im Rumpfe in Hirn und Rückenmark aufgenommen werden und daher sich als Theile von deren Anlagen ergeben, so sind jene Sinnesanlagen als aus der allgemeinen Anlage des Central-Nervensystems ausgesonderte Theile zu betrachten, welche erst in ihrer

weiteren Umbildung die ursprünglichen Beziehungen zu einander und grösstentheils auch zum Hirn aufgeben und in divergenter Weise sich fortentwickeln.

Nachdem ich diese Ergebnisse meiner Untersuchungen am Forellenembryo, wie sie sich kürzer ausgedrückt bereits in meiner Entwickelungsgeschichte der Unke finden (No. 4 S. 187), festgestellt hatte, glaubte ich eine Sinnesplatte, wenn auch weniger deutlich, bei den Amphibien wiederzufinden (No. 4 S. 166. 168. 172. 180). Doch konnte ich mir nicht verhehlen, dass gerade für das Auge dieser Vertebraten die Abstammung desselben von der Sinnesplatte nicht unmittelbar nachweisbar („nicht für eine Thatsache gelten kann“), sondern erst auf Grund der Befunde bei den Teleostiern anzunehmen sei (S. 181); und ich musste hinzufügen, dass die Sinnesplatte am Hühnerkeime nicht zu unterscheiden wäre, und auch an den Embryonen der übrigen Amnioten schwerlich zur Anschauung gebracht werden könnte (S. 184. 188).

Gegen diese meine Beobachtungen und daraus gezogenen Schlüsse hat sich in letzter Zeit Kessler ausgesprochen, und zwar nicht auf Grund eigener, neuer Beobachtungen, sondern gestützt auf eine Analyse meiner Darstellung, welche genügende Anhaltspunkte ergebe, um die Existenz der Sinnesplatte zu verneinen und mithin alle daraus gezogenen Schlüsse illusorisch zu machen. Kessler hält sich in seiner Kritik (mit Ausnahme einer gelegentlichen und kurzen, auf die Teleostier bezüglichen Bemerkung) ausschliesslich an meine die Amphibien betreffenden Angaben und hebt dabei wesentlich folgende Punkte hervor.

Da nach meiner Darstellung (bei den Anurenlarven) eine Kontinuität zwischen der Sinnesplatte, welche in der Augengegend „spurlos“ ins Hirn aufgehe, und der später aus dem letzteren hervortretenden eigentlichen Augenanlage nicht nachzuweisen sei, so könne die letztere thatsächlich nur als Erzeugniss des Hirns aufgefasst werden (No. 8 S. 3). Anderseits müssten, wenn die Anlagen des Ohrs und der Nase als „Theile des Hirns“ bezeichnet würden, auch die zwischen ihnen und dem Hirn liegenden Oberhauttheile, weil sie ja aus der kontinuirlichen Sinnesplatte hervorgingen, ebenfalls als Theile des Hirns angesehen werden; könne man sich dazu natürlich nicht verstehen, so müssten jene in die Oberhaut ein-

geschlossenen Sinnesanlagen ebenfalls als Theile des vom Hirn völlig geschiedenen „Hornblattes“ betrachtet werden (S. 5).

Ich wende mich zunächst gegen die letztere Argumentation. Der Schluss, dass die näher bezeichneten Oberhauttheile als Erzeugnisse der Sinnesplatte in ähnlichen Beziehungen zum Hirn ständen wie die bezüglichen Sinnesorgane, also gewissermassen ebenfalls Hirntheile seien, geht von der ungenauen Voraussetzung aus, als wenn ein Stück des oberen Keimblattes, welches anfangs die Sinnesplatte darstelle, diese Bedeutung in denselben Grenzen stets behalten müsse. Ich habe die Sinnesplatte als indifferenten Theil des Keimblattes oder genauer seiner Grundschicht weder bezeichnet noch gezeichnet, sondern als eine Verdickung derselben, welche zuerst der Hirnanlage eng angeschlossen dieselbe kontinuirlich umkreise, darauf aber in gewisse Abschnitte zerfalle, welche sich gesondert zusammenziehen, sodass zwischen ihnen der Oberhaut anheimfallende Theile des oberen Keimblattes zurückbleiben. Müssen nun die letzteren, weil an ihrer Stelle vorher die als Sinnesplatte bezeichnete Verdickung lag, desshalb gleich für Erzeugnisse derselben gelten? Ich habe mich schon häufig gegen eine solche Auffassung ausgesprochen, welche in den embryonalen Anlagen ebenso determinirte Theile sieht wie in den fertig gebildeten Organen. In den vorliegenden Abhandlungen habe ich es gerade an der Entwickelungsgeschichte der Axen- und Sinnesplatte gezeigt (s. o. S. 148. 159), dass, solange eine embryonale Anlage noch nicht, z. B. durch Kontinuitätstrennung u. s. w., völlig abgeschlossen, also erst in der Bildung und Absonderung von ihrem Mutterboden begriffen ist, ebensowohl aus ihren vorläufigen Grenzen Zellen wieder ausscheiden, wie andere neu in dieselben eintreten und ihr definitiver Zellenbestand überhaupt noch nicht bestimmt werden kann. Die Bedeutung einer solchen „werdenden“ Anlage liegt folglich nicht in den einzelnen sie anfangs zusammensetzenden Elementen, sondern lediglich in dem Massenergebniss der zu Grunde liegenden Vorgänge (Verdickungen, Faltungen u. s. w.); es können daher, wenn eine solche Bildung verschoben, getheilt, zusammengezogen wird, die von ihr verlassenen indifferenten Stellen ihres Keimbodens an der Bedeutung nicht theilnehmen, welche eben nur jenen Massendifferenzirungen als solchen zukommt. — Demnach kann ich die erwähnten Einwendungen, welche Kessler hinsichtlich der Beziehungen der Ohr- und Nasenanlagen zur

Sinnesplatte und zum Hirn erhebt, nicht für stichhaltig ansehen. Anders verhält es sich mit seinen Bemerkungen über die Augenanlage.

Kessler hebt mit Recht hervor (s. o.), dass ein thatsächlicher Uebergang der Sinnesplatte der Augengegend in die erst viel später aus dem Hirn hervortretenden Augenanlagen der Anurenlarven in keiner Weise nachweisbar sei; und falls diese Thatsache sich verallgemeinern liesse, genügte sie für sich allein, um daraufhin die Existenz und Bedeutung einer „Sinnesstelle" zu läugnen. Denn wenn die Annahme eines den Augenanlagen dienenden Abschnittes einer solchen Platte sich als irrthümlich ergibt, so kann auch von einer Kontinuität der Ohr- und Nasenanlagen, welche von zwei entgegengesetzten Seiten sich an jenen Abschnitt anschliessen sollten, nicht mehr die Rede sein. — Ich erkenne nun die Richtigkeit jener Bemerkungen Kessler's bezüglich der Augenanlagen der Anuren durchaus an, um so mehr, als sie im Grunde nur eine Wiederholung dessen sind, was ich wie erwähnt schon gleich in der ersten bezüglichen Publikation selbst ausgesprochen habe (s. o. S. 172). Ich will Kessler noch weiter zugeben, dass auch die Verschiedenheit in den Lagebeziehungen der ursprünglichen Sinnesplatte und der definitiven Augenanlage bei den Anurenlarven bedenklich ist (No. 8 S. 4), und hinzufügen, dass ich mich in den einzelnen bezüglichen Deutungen vielleicht wirklich geirrt habe. Trotz dieser Zugeständnisse und trotzdem Kessel's Haupteinwand gegen meine Darstellung wesentlich dasselbe enthält, was ich schon vor ihm selbst eingeräumt hatte, gehen unsere Auffassungen in der Hauptsache völlig auseinander. Und dies mit gutem Grund.

Ich habe die Entstehung und Umbildung der Sinnesplatte in ihren Beziehungen zum Central-Nervensystem und den drei höheren Sinnesorganen früher und jetzt nur am Forellenkeim vollständig erkannt zu haben behauptet; eine Wiederholung derselben Vorgänge habe ich bei den Amphibien nur zum Theil direkt gesehen, im übrigen nur auf Grund jener ersteren Untersuchungen angenommen, bei den Amnioten sogar geradezu vermisst (s. o. S. 172). Billigerweise hätte also Kessler in erster Linie die Entwickelungsgeschichte der Sinnesplatte der Teleostier, beim Mangel eigener Untersuchungen, wenigstens nach der inneren Wahrscheinlichkeit meiner Darstellung prüfen sollen. Er hat dies aber unterlassen;

denn seine einzige bezügliche Bemerkung, dass ein von mir angegebener Umstand bei der Ablösung der Sinnesanlagen von Hirn und Oberhaut ihm mehr für seine als für meine Ansicht zu sprechen scheine (No. 8 S. 4), kann doch füglich nicht irgendwie als ein gegen meine Angaben gerichtetes Beweismoment gelten. Er schliesst vielmehr auf die Nichtexistenz der Sinnesplatte überhaupt daraus, dass dieselbe, wie ich selbst angab, aus meinen die Amphibien betreffenden Untersuchungen nicht evident nachzuweisen sei. Es sind also die für die Erkenntniss dieser Bildung allein massgebenden Untersuchungen von Kessler gar nicht berührt worden, sodass, wenn ich ihm bezüglich der Amphibien noch mehr zugestehen wollte, als was er selbst aus meiner Darstellung gegen die Anerkennung einer Sinnesplatte herausgefunden zu haben glaubt, ich immer noch jeden Anhalt für seine Behauptung oder Ansicht vermisse, dass durch meine Beobachtungen die alte Lehre von der Entwickelung der drei Sinnesorgane bei den Vertebraten überhaupt „nicht erschüttert“ sei (No. 8 S. 2). Ich darf es daher aussprechen, dass durch Kessler's Kritik der Stand dieser Angelegenheit, so wie sie sich nach der Veröffentlichung meiner ersten Mittheilungen darstellte, nicht im geringsten verändert ist. Und da ich die letzteren hier nur wiederholen und bestätigen kann, so habe ich auch daran nichts zu ändern, was ich damals als neue allgemeine Ergebnisse meiner Beobachtungen gegenüber der älteren, neuerdings von Kessler vertheidigten Lehre hervorhob (No. 4 S. 179. 187).

Diese ältere Auffassung besagt bekanntlich, dass Auge, Ohr und Geruchsorgan in isolirten Anlagen mit ganz verschiedenem Ursprunge entständen, das Auge insbesondere als Auswuchs des Hirns, die beiden anderen Sinnesorgane aber aus den peripherischen Theilen des oberen Keimblattes, innerhalb der Oberhaut und ohne jede Beziehung zum Hirn. Ich fand dagegen bei den Teleostiern, dass alle drei Organe eine gemeinsame Grundlage in der Sinnesplatte besitzen, welche ihrerseits sich als ein von der Gesammtanlage des Central-Nervensystems abgesonderter Theil darstellt, dessen Sonderung aber nur im Bereiche der einzelnen Anlagen jener Organe bestehen bleibt. Erst die weitere divergente Umbildung der letzteren verdeckt ihre ursprüngliche Homologie als koordinirte Theile der Axenplatte. Bei den Amphibien fand ich darauf die Sinnesplatte wieder, aber theils in lückenhafter Erscheinung (Auge), theils so viel schwächer entwickelt als bei den Teleostiern, dass sie unter

Umständen übersehen werden mag. Es sind also gerade die frühen Zustände der Sinnesplatte bei den Amphibien undeutlich geworden, sodass erst deren sekundäre Umbildungen, die mit dem Hirn verbundenen Augenanlagen und die von ihm völlig getrennten Ohr- und Nasenanlagen in die Augen fallen. Hat sich nun seither bei den Amnioten vor dem Auftreten dieser definitiven Anlagen der Sinnesorgane keine Spur einer Sinnesplatte finden lassen, und ist ferner von einer solchen auch bei Cyklostomen, Selachiern und Ganoiden noch nichts bekannt geworden, so lässt sich dieses immer noch anders verwerthen als in der Weise, dass die Entwickelung der Sinnesplatte, weil sie den meisten Fischen und Amnioten fehle und bei den Amphibien mindestens von zweifelhafter Existenz sei, eine eigentlich nur auf die Teleostier beschränkte eigenthümliche Abweichung von der allen übrigen Vertebraten gemeinsamen Bildung der drei Sinnesorgane aus ursprünglich getrennten und grundverschiedenen Anlagen darstelle, also keine allgemeine Bedeutung beanspruchen könne.

Gegen eine solche Ansicht muss ich zuerst konstatiren, dass die Cyklostomen und Ganoiden wegen ungenügender Kenntniss ihrer ersten Entwickelungszustände hier gar nicht in Betracht kommen können, und dass auch Balfour in seiner ausführlichen Entwickelungsgeschichte der Selachier die vorliegende Frage nicht berührt hat. Zum Vergleich in Bezug auf die Sinnesplatte blieben also nur die Teleostier, Amphibien und Amnioten übrig; und wenn bei dieser Beschränkung der Vergleichsobjekte auch die betreffenden Schlussfolgerungen zum Theil hypothetische bleiben müssen, so halte ich sie doch nicht für unmotivirt. Einmal kann ich die Sinnesplatte der Teleostier nicht einfach für eine nur diesen Thieren eigenthümliche, erst von ihnen erworbene und nicht ererbte Erscheinung halten. Vergleichen wir den Entwickelungsgang der Sinnesorgane der Teleostier und etwa der Amnioten, so ergibt sich, dass sie in derselben Form, in welcher sie bei den Amnioten zuerst sichtbar werden, nämlich das Auge als Hirntheil, Ohr und Geruchsorgan dagegen nur in Kontinuität mit der Oberhaut, zu einer gewissen Zeit auch bei den Teleostiern erscheinen, und dass ihre Entwickelung von da ab in beiden Abtheilungen im wesentlichen ganz gleichartig weiter verläuft. Vor jenem Stadium aber, welches bei den Amnioten als erstes erscheint, weisen die Teleostier noch andere, einfachere Zustände der Anlagen auf, welche deren

Verschiedenheit vermindern und sie endlich auf homologe und zusammenhängende Theile der allgemeinen Anlage des Central-Nervensystems zurückführen. Allerdings können ursprünglich getrennte embryonale Anlagen im Laufe der phyletischen Entwickelung zu einer einzigen zusammenfliessen, um sich in dem einzelnen ontogenetischen Bildungsverlauf erst sekundär wieder zu sondern, wie ich es im nächsten Aufsatz für die Haupttheile des mittleren Keimblattes nachweisen werde; aber dabei handelt es sich um die Verbindung von Theilen, welche nach ihrem Ursprung gleichartig und gewissermassen koordinirt sind. Hinsichtlich der Sinnesplatte der Teleostier kann man daher wohl annehmen, dass sie aus drei koordinirten Absonderungen der Hirnanlage hervorgegangen sei; dagegen finde ich weder ein Analogon noch irgend ein Motiv für die Hypothese, dass drei heterogene Anlagen, ein Hirntheil (Auge) und zwei davon völlig getrennte Ektodermtheile (Ohr, Geruchsorgan) allmählich untereinander und mit dem Hirn zusammenflossen, um in jedem Individuum doch wieder in der ersten Weise auseinanderzutreten. Wir können daher die einfache, ursprünglich vielleicht dreitheilige Sinnesplatte, insofern sie die grossen Verschiedenheiten der differenzirten Anlagen der drei Sinnesorgane auf eine gemeinsame einfache Grundlage zurückführt, unbedingt für eine auch phyletisch primitive Bildungsstufe dieser Anlagen erklären; ihre Anwesenheit bei den Teleostiern würde also gerade auf die Erhaltung des ursprünglichen Bildungsganges der Sinnesorgane, ihr Mangel bei anderen Vertebraten auf einen sekundären Ausfall der ersten Bildungsstufe schliessen lassen, sodass die bei dem letzteren uns vorliegende genetische Verschiedenheit in den Anlagen ihrer Sinnesorgane als ein erst allmählich erworbener Zustand anzusehen wäre. Es besassen daher die Stammformen der Teleostier wenn auch nicht gerade die Sinnesplatte in der uns bekannten Gestalt, so doch höchst wahrscheinlich ebenfalls einen gemeinsamen oder gleichartigen Ursprung ihrer drei höheren Sinnesorgane aus dem Hirn. An diesem Schluss würde auch dann nichts geändert werden, wenn die Sinnesplatte bei den Cyklostomen, Selachiern und Ganoiden sich entweder undeutlich oder selbst gar nicht zu erkennen gäbe, da die heutigen Teleostier von den lebenden Vertretern jener ersteren Abtheilungen sicherlich nicht abzuleiten sind, während der vorausgesetzte negative Befund bei den letzteren ganz wohl durch eine sekundäre Abkürzung im Bildungs-

gange ihrer Sinnesorgane erklärt werden könnte. Eine Schwierigkeit für eine solche Annahme würde ich darin nicht erblicken, dass die Teleostier unter den Fischen allgemein für die jüngsten Formen gehalten werden; denn mögen die anderen der allen gemeinsamen Stammform im allgemeinen noch so viel näher stehen, so können sie doch in einem besonderen Punkt eine sekundäre Veränderung erfahren haben, welche bei der jüngeren Form, den Teleostiern, ausblieb. Von diesem Gesichtspunkte aus lässt sich aber der Befund bei den Knochenfischen auch mit jenem bei den Amphibien und Amnioten direkt vergleichen; d. h. die jüngeren oder älteren Stammformen der letzteren verhielten sich bezüglich des Ursprungs ihrer Sinnesorgane höchst wahrscheinlich ebenfalls ähnlich den Teleostiern, worauf aber der Entwickelungsgang dieser Organe eine zunehmende Abkürzung erfuhr, sodass die Sinnesplatte bei den Amphibien nur noch unvollkommen, bei den Amnioten wie es scheint gar nicht mehr zur Wahrnehmung kommt.

Eine weitere Unterstützung dieser Auffassung könnte man vielleicht darin suchen, dass die den Vertebraten nahestehenden Ascidienlarven im Larvenzustande zwei Sinnesorgane, und zwar ein Auge und ein Gehörorgan, im Hirne selbst erzeugen, welche den unmittelbaren Zusammenhang mit ihrem Mutterboden behalten (Kowalewsky, Kupffer). Dies macht es, namentlich mit Rücksicht auf die obigen Betrachtungen über die Bedeutung der Sinnesplatte, nicht unwahrscheinlich, dass auch noch unter den Stammformen der Wirbelthiere ähnliche Bildungen bestanden, nämlich eine unmittelbare Verbindung der drei Sinnesorgane mit dem Hirn, wie wir sie jetzt nur noch am Vertebratenauge sehen. Jedenfalls bietet das letztere in dieser Hinsicht noch das ursprünglichere Verhältniss, während das Geruchsorgan und noch mehr das Ohr sich davon weit entfernen, sodass der aufgegebene Zusammenhang mit dem Hirn erst sekundär durch die Bildung des Olfactorius und Acusticus wiederhergestellt werden muss.

Wenn die voranstehenden Schlussfolgerungen über die Bedeutung der Sinnesplatte nicht ganz unberechtigt erscheinen, so brächte die Entwickelungsgeschichte der drei höheren Sinnesorgane der Vertebraten einen weiteren Beitrag zu der Erkenntniss, wie die verschiedene ontogenetische Entwickelung homologer und gleichartiger Organe (z. B. der Augen der verschiedenen Vertebraten) oder selbst ungleichartiger Organe (Auge, Ohr und Ge-



ruchsorgan unter sich verglichen) dennoch auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückgeführt werden können, wofür ich einen Nachweis bereits an der Bildung des Central-Nervensystems der Teleostier und der übrigen Vertebraten in anderer Weise erbrachte. Zeigten die Knochenfische im letzteren Falle eine einseitige Fortbildung des ursprünglichen Verhaltens, so bewahrten sie in der Entwickelung der Sinnesorgane gerade die primitiven Erscheinungen, welche bei den übrigen Vertebraten (soweit bisher bekannt) eine graduelle Abkürzung erfuhren.

Da ich für die vorstehende Abhandlung bereits einige Mediandurchschnitte von Forellenkeimen abzubilden hatte, wobei die an den zugehörigen Sagittaldurchschnitten erkennbaren Sinnesanlagen mit eingetragen wurden, so füge ich einige weitere solcher Abbildungen dazu, um zu veranschaulichen, wie die von mir beschriebene Hirnbildung dieser Vertebraten sich vollzieht (vgl. No. 4 S. 305). Die primitive Hirnkrümmung, welche sich in wechselndem Masse auch im fertigen Organ erhält und für das Verständniss seines morphologischen Aufbaues wie für den Vergleich desselben bei verschiedenen Vertebraten so wichtig erscheint, beginnt bei den Amphibien und Amnioten früher als die gestielten Augenblasen sich zeigen, sodass diese gleich anfangs an oder nahe der Unterseite (Schlussseite) des abgebogenen Vorderhirns wurzeln und neben demselben gerade aufsteigen, also parallel der ursprünglichen Hirnaxe verlaufen. Das Hirn der Forellenembryonen präsentirt sich aber noch längere Zeit nach der Abschnürung der Augen- und Gehörblasen als eine gestreckte Fortsetzung des Rückenmarks (Taf. VII Fig. 10—12), sodass leicht der Eindruck entstehen kann, „dass jene Lage sich erhalte, und der Hirntrichter und die über ihm befindliche Faltung der Hirnbasis sich nicht in Folge allgemeiner Hirnbiegung, sondern ohne eine solche lokal entwickelten.“ Gleichwohl lässt sich eine solche Beugung des ganzen Hirns an den folgenden Entwickelungsstufen erkennen, wenn man zugleich auf die Lagebeziehungen der mit dem Vorderhirn verbundenen Augenblasen achtet. Diese letzteren nehmen bei den Knochenfischen anfangs bekanntlich eine andere Lage ein als bei Amphibien und Amnioten: sie entspringen ganz nahe dem ursprünglichen

Vorderende des Hirns, mehr oben als unten, und erstrecken sich ohngefähr horizontal zur Seite desselben nach hinten (Fig. 9—12). „Diese Lage bleibt aber nicht erhalten; das hintere freie Ende der Augenblase richtet sich allmählich auf, die Wurzel ihres Stiels senkt sich und zugleich wird ein unterer hinterer Theil des Vorderhirns rückwärts unter das Hinterhirn, ein oberer Theil vor die Augenblasen geschoben (Fig. 12—14). Da ein Zusammenhang dieser Lageveränderungen nicht zu verkennen ist, so folgere ich daraus, dass die durch die Wurzel der Augenstiele bezeichnete Schlussseite des Vorderhirns sich abwärts und rückwärts umwälzt und dadurch die hinter und unter dem Auge befindliche eigentliche Basis des Vorderhirns nach hinten umlegt, sodass genau dieselben Verhältnisse hergestellt werden, wie ich sie bei den anderen Vertebraten beschrieb." Zur Ergänzung dieser meiner früheren Darstellung bemerke ich noch, dass bei einer solchen Auffassung von der Hirnbildung der Teleostier auch die Besonderheit in der ursprünglichen Lage ihrer Augenblasen sich nur als eine scheinbare ergibt; denn diese verlaufen stets von der Schlussseite des Hirns parallel zu dessen Axe, welche aber am abgebogenen Vorderhirn der Amphibien und Amnioten schon vor der vollständigen Bildung der Augenblasen senkrecht, bei den Teleostiern aber zur gleichen Zeit noch annähernd horizontal gerichtet ist.

V. Ueber die Entwickelung der Wirbelsaite bei Teleostiern und Amphibien.

Die folgenden Bemerkungen über das angegebene Thema sind ebenfalls durch die in meiner III. Abhandlung citirten Untersuchungen Calberla's veranlasst, welche sich in dieser Frage ganz direkt gegen meine Angaben wenden. Da ich auch hierbei nichts wesentlich Neues, sondern nur Ausführungen und Bestätigungen meiner früheren Behauptungen bringen kann, so halte ich eine Wiederholung der von mir und Calberla gegebenen Litteraturübersicht und eine vollständige Beschreibung meiner Befunde für überflüssig und beschränke mich hauptsächlich auf eine Widerlegung der Darstellung Calberla's. — Der Thatbestand ist in Kürze folgender.

Von der Wirbelsaite der Amphibien habe ich in meiner Ent-

wickelungsgeschichte der Unke übereinstimmend mit Remak angegeben, dass sie im mittleren Keimblatte und zwar alsbald nach dessen Absonderung vom Darmblatte entstehe (No. 4 S. 156. 198 flg.). Dasselbe behauptete ich ebendaselbst (S. 415) auch für die Forelle, im Gegensatz zu Oellacher, welcher am Forellenkeim eine Scheidung der indifferenten Keimblätter überhaupt nicht annahm und die Wirbelsaite zum Theil gemeinsam mit dem Central-Nervensystem aus dem Axenstrange hervorgehen liess (s. o. S. 140). Meine Befunde über die Wirbelsaite lassen sich also mit denen Oellacher's nicht direkt vergleichen, da die Differenz wesentlich die Existenz der Keimblätter betrifft; die Vorbedingung meiner Darstellung, nämlich die Annahme von drei getrennten und übereinanderliegenden kontinuirlichen Keimblättern, habe ich aber in einem besonderen Aufsatze (No. 6) zu begründen gesucht und in dem dritten der vorliegenden Beiträge wiederholt erörtert. So schien also die Uebereinstimmung der Amphibien und Fische auch in diesem Entwickelungsvorgange vorläufig gesichert, bis Balfour an Selachierembryonen eine andere Entstehungsweise der Wirbelsaite nachwies. Es sollte nämlich das mittlere Keimblatt dieser Thiere nicht in der ganzen Ausdehnung des Keims, sondern in zwei getrennten Seitenhälften aus der sekundären Keimschicht entstehen, diese aber in der medianen dazwischenliegenden Region zunächst indifferent bleiben und erst darauf die Wirbelsaite direkt zwischen sich und das obere Keimblatt einerseits und die beiden Hälften des mittleren Keimblattes anderseits absondern (No. 2 S. 683 u. flg.). Bei der Bedeutung, welche man jetzt den Selachiern als sehr alten Wirbelthierformen beimisst, mussten jene Beobachtungen Balfour's es wünschenswerth erscheinen lassen, nunmehr die anderen Wirbelthiere einer Nachuntersuchung zu unterwerfen. Calberla that dies, und nachdem er bei den Cyklostomen eine ähnliche Bildung der Wirbelsaite gefunden wie Balfour bei den Selachiern, glaubte er ferner zu sehen, dass auch die Teleostier und Amphibien, entgegen meinen Angaben, sich darin den Cyklostomen und Selachiern anschlössen. Zuerst und ausführlich spricht er von den Amphibien, insbesondere Rana temporaria und Bombinator igneus (No. 3 S. 260 u. flg.). Der Beschreibung und Deutung werden die fortlaufenden Durchschnitte aus je einem Frosch- und einem Unkenembryo zu Grunde gelegt, wozu noch der Hinweis auf einen einzelnen Durchschnitt eines zweiten, nur wenig älteren Unkenembryo

kommt. Die Unkenembryonen besassen eine mehr oder weniger tiefe Medullarfurche, der Froschembryo bereits eine geschlossene Medullarröhre (vgl. No. 3 Fig. 16—21). Im „hinteren Theile“ des letzteren hätte eine Scheidung von Darmblatt und mittlerem Keimblatt noch gar nicht bestanden; erst weiter vorn, am 15. Durchschnitt vom Schwanzende an, zeigte sich folgende Sonderung der sekundären Keimschicht (primitives Entoderm): jederseits vom Axentheil hatte sich eine Hälfte des mittleren Keimblattes sowohl vom darunterliegenden Darmblatt (sekundäres Entoderm C.), als auch von jenem Axentheil getrennt, welcher letztere aber mit den seitlichen Darmblatttheilen noch kontinuirlich zusammenhing. An den weiteren, nach vorn folgenden Durchschnitten zeigt sich, dass jener indifferente Axentheil der sekundären Keimschicht oder eben die Chordaanlage sich jederseits vom Darmblatte ablöse, dessen beide Hälften alsdann unter der Wirbelsaite zusammenfliessen und sie dadurch von der Darmhöhle trennen (No. 3 S. 260. 261). Dasselbe fand Calberla auch an jenen Unkenembryonen, von denen der erste die indifferente sekundäre Keimschicht noch bis gegen die Mitte seiner ganzen Länge (S. 270 Fig. 21) und der zweite in derselben Gegend unter der tiefen Medullarfurche noch immer keine völlig abgesonderte Wirbelsaite zeigte (a. a. O. Fig. 20). Calberla folgerte aus diesen Befunden, dass „die Chorda ihre Entstehung nimmt aus dem sich nicht in Mesoderm und sekundäres Entoderm differenzirenden Theil des primitiven inneren Keimblattes“ (S. 262), dass folglich meine „zwar sehr schön ausgeführten, jedoch mehr oder minder schematisch gehaltenen Zeichnungen“ von Querdurchschnitten der Unkenembryonen, welche meiner Beschreibung und Auffassung zu Grunde lagen, die „realen“ Verhältnisse keineswegs wiedergeben, wie ein Vergleich derselben mit seinen Abbildungen ergebe.

Wer nun aber diesen Vergleich aufmerksam ausführt, wird zunächst zum Schluss kommen, dass Calberla, ganz abgesehen von der Glaubwürdigkeit seiner und meiner Beobachtungen, schon aus äusseren Gründen zu dem oben angeführten Urtheil über meine Abbildungen nicht ganz berechtigt war. Woraus schliesst er, dass diese von ihm einzeln citirten Abbildungen von Taf. III—V meiner Arbeit, welche die Bildung der Wirbelsaite von ihrem ersten Auftreten an auf mindestens sechs aufeinanderfolgenden Entwickelungsstufen darstellen, falsch sind, da er von diesen Entwickelungsstufen

lediglich zwei von den letzten kennt, oder sich wenigstens ausschliesslich auf solche bezieht? Oder genügen die Durchschnitte von 2 oder 3 relativ älteren Embryonen, welche die zeitliche Reihenfolge der Entwickelungszustände der Wirbelsaite im besten Falle nur mit Wahrscheinlichkeit aus den nebeneinander befindlichen verschiedenen Zuständen derselben erschliessen lassen, genügt dies unter allen Umständen und ohne weiteres zu einem sicheren Urtheil über alle meine an Dutzenden von Individuen von den jüngsten Keimen an, sowohl an Quer- wie an Frontal- und Mediandurchschnitten angestellten Beobachtungen über die Bildung der Wirbelsaite und — was damit unmittelbar und nothwendig zusammenhängt — des mittleren und unteren Keimblattes? — Diese Frage bejahen, hiesse denn doch, auf gewisse Zweifel an der Richtigkeit meiner Angaben hin, mir sofort eine ganze Reihe der gröbsten und eigentlich nicht mehr zu verantwortenden Täuschungen zutrauen; denn von einem gewöhnlichen Versehen könnte ja gar nicht die Rede sein, wenn ich statt der völlig ungesonderten Keimschicht, welche nach Calberla's Ansicht in der hinteren Rumpfhälfte des von ihm untersuchten Unkenembryo bestehen sollte, in derselben Gegend nicht nur gleich alter Embryonen, sondern auch solcher von mehren jüngeren Entwickelungsstufen durchweg mittleres Keimblatt, Darmblatt und Wirbelsaite von einander völlig getrennt zu sehen behaupte und zeichne. Solche Ueberlegungen hätten Calberla meines Erachtens veranlassen sollen, ausser den 2 oder 3 erwähnten Embryonen noch einige andere jüngere anzusehen, ehe er sein Urtheil über diejenigen meiner Beobachtungen abgab, welche er direkt gar nicht nachuntersucht hatte. Vielleicht hätte er dann selbst gefunden, was ich jetzt nachzuweisen mich anschicke, dass seine ersten, wenig umfangreichen Untersuchungen nicht vollkommen und die daraus gezogenen Schlüsse irrige sind.

Ich will es durchaus nicht in Abrede stellen, dass beim Vergleich der Abbildungen Calberla's mit meinen früheren die letzteren Jedermann „mehr oder minder schematisch" erscheinen müssen, wie sie Calberla genannt hat. Nur muss man sich über die Bedeutung dieses Ausdrucks genaue Rechenschaft geben, ehe man weitere Schlüsse daraus zieht und etwa annimmt, dass die „schematische" Abbildung jedenfalls weniger Gewicht habe als die „nicht schematische". Je nach dem, was man unter Schema versteht oder

worauf man das Schematische bezieht, können die fraglichen Abbildungen vollberechtigt oder unzutreffend, falsch erscheinen. Sollen sie schematisch heissen, sobald sie nicht das Gesammtbild, sondern nur einen gewissen Theil des natürlichen Objects wiedergeben, wie z. B. Umrisszeichnungen, so können dieselben, falls die Umrisse getreu sind, ihrem Zweck, die letzteren kennen zu lehren, ebenso gut wenn nicht besser dienen als ganz ausgeführte Bilder (vgl. Taf. VII. VIII. IX). Und dieser ihr Werth wird selbst dadurch nicht beeinträchtigt, wenn die Umrisse allerdings nicht naturgetreu sind, aber auch nur den Zweck haben, ein gewisses Grösse-, Lage- oder Formverhältniss bloss ganz allgemein anzudeuten. Gegen ein solches Schema könnte daher nur das eingewendet werden, dass es die unmittelbare Beurtheilung der Glaubwürdigkeit der bezüglichen Angaben erschwere. Durchaus zu verwerfen ist nur eine Abbildung, welche etwas angibt, was aus dem natürlichen Objekte in keiner Weise zu ersehen ist; die dabei geübte bewusste oder unbewusste Willkür kann sich aber selbstverständlich ebenso gut in einem völlig ausgeführten und in anderer Beziehung durchaus richtigen wie in einem schematischen Bilde äussern. Dieser Ausdruck an sich kann also über den Werth einer Abbildung nichts aussagen. — In welchem Sinne können nun meine alten, die Entwickelung der Wirbelsaite darstellenden Abbildungen schematische genannt werden? Jedenfalls nicht hinsichtlich der Umrisse der einzelnen zusammenhängenden Zellmassen, welche, soweit es bei der mässigen Vergrösserung möglich war und nöthig erschien, durchaus naturgetreu sind; sondern lediglich hinsichtlich der einzelnen Zellen innerhalb jener Massen, welche ich allein unter Berücksichtigung der allgemeinen Form- und Grössedifferenz in den verschiedenen Anlagen (man vgl. die Zellen der Oberhaut, des Rückenmarks, des Nahrungsdotters u. s. w.) allerdings zum Theil willkürlich in die Umrisse hineingezeichnet habe. Dies geschah aber deshalb, weil ich bei der durch den Umfang des Atlas mir vorgeschriebenen geringen Vergrösserung meiner Abbildungen mich ausser Stande sah, dieselben in der gedachten Beziehung wirklich naturgetreu wiederzugeben; zudem konnte ich darin keinen wesentlichen Nachtheil erblicken, da bei der scharfen und klaren Sonderung der embryonalen Anlagen der Anuren für die Darstellung des Verlaufs dieser Sonderung der Massen die ganz regellose oder doch sehr einfache gleichartige Anordnung ihrer Zellen ganz ohne

Belang ist. Insbesondere für die vorliegende Frage: wann, in welchem Umfange und in welchen Linien mittleres und unteres Keimblatt, Wirbelsaite und Segmentplatten sich von einander sondern, — kam es nur darauf an, die trennenden Spalten, oder was dasselbe ist, die Umrisse jener Massen zu finden und getreu wiederzugeben; und dies glaube ich gethan zu haben, sodass die Bezeichnung der betreffenden Abbildungen als schematische gerade in dieser Beziehung gar keine Bedeutung hat.

Ich will mich aber hier durchaus nicht auf blosse Versicherungen beschränken. Zur Bestätigung meiner früheren Angaben habe ich eine Anzahl Durchschnittsbilder aus sechs verschiedenen Entwickelungsstufen in grösserem Massstabe und mit Hülfe der Camera lucida neu angefertigt (Taf. X). Dieselben können in keiner Hinsicht schematisch genannt werden, und doch zeigen sie bezüglich der bezeichneten Sonderungen nichts anderes als die entsprechenden früheren Abbildungen; sie können daher nur die Bedeutung beanspruchen, dass sie nach den Untersuchungen Calberla's, also trotz einer besonderen Aufmerksamkeit auf etwaige früher übersehene Ungenauigkeiten, dennoch eine unbedingte Bestätigung meiner Angaben beibringen. Zum vorläufigen Beweise dessen verweise ich auf Fig. 48. 49, welche nach denselben Präparaten gefertigt wurden wie die „schematischen" Figg. 58 und 68 meiner früheren Arbeit; ihre Vergleichung lehrt, dass ich damals die vollständige Sonderung der Wirbelsaite in der jüngsten Embryonalperiode nicht nur nicht zu schematisch klar, sondern allenfalls nicht scharf genug zeichnete. Das Uebrige wird sich aus der Durchmusterung und Erläuterung der neuen Abbildungen ergeben.

Zum Ausgangspunkt wählte ich einen Keim, welcher erst die drei Keimblätter in deutlicher Sonderung, aber innerhalb derselben noch keine anderen Anlagen zeigt (Fig. 47). Wie ich es bereits früher darstellte (No. 4 Fig. 31. 32), sind solche Keime bedeutend kürzer, aber auch entsprechend dicker als die nur wenig älteren. Das Darmblatt ist durch das feste hautartige Gefüge seiner Zellen leicht von der lockeren Zellenmasse des mittleren Keimblattes zu unterscheiden; das letztere besitzt eine nach oben vorspringende mediane Kante, welche das darüberliegende obere Keimblatt, die künftige Axenplatte, von unten her eindrückt. Man vergleiche den entsprechenden Durchschnitt vom Forellenembryo (Fig. 1), um zu verstehen, warum ich jene mediane, etwas verdickte Partie des

mittleren Keimblattes der Amphibien ebenfalls als Axenstrang bezeichnete (No. 4 S. 157. 198).

Auf der folgenden Entwickelungsstufe, wann der Keim mit Ausnahme der hinteren, immer noch dicker erscheinenden Partie schon bedeutend dünner geworden ist, hat sich der Axenstrang als Anlage der Wirbelsaite von den beiden Seitentheilen des mittleren Keimblattes oder den Segmentplatten getrennt (Fig. 48); seine Trennung vom Darmblatte bestand wie erwähnt schon vorher. Diese jüngste Chordaanlage trägt noch durchweg die schon am Axenstrange ausgeprägte, in die Axenplatte hineinragende Kante und reicht unter allmählicher Höhenzunahme bis in die Nähe der Rusconi'schen Oeffnung oder des Randwulstes, wo der Umschlag der primären Keimschicht in die sekundäre allen beschriebenen Sonderungen eine Grenze setzt und im Querdurchschnitt allerdings gerade die zum Uebergange in die Axenplatte schräg aufwärts ziehende Darmblattfalte an die Stelle der Chordaanlage tritt, wie ich dies schon früher angab (No. 4 Fig. 31—35. 69. 70). Um die Zahl der Abbildungen zu beschränken, habe ich die Chordaanlage dicht vor diesem Randwulst erst von einem etwas älteren Embryo dargestellt (Fig. 49), an welchem übrigens die Medullarfurche des Rumpfes durch die mediane (Rücken-, Medullar-) Rinne kaum erst angedeutet ist. Die grössere Höhe der Wirbelsaite erklärt sich aus der obigen Bemerkung über die ungleiche Mächtigkeit des Keims in dieser Periode; auch ist gegenüber dem vorigen Stadium der Schwund der oberen Kante der Chordaanlage und ihre festere Verbindung mit der Axenplatte wie auch gewöhnlich mit dem Darmblatte hervorzuheben. Die Kegelform des Durchschnittes der Wirbelsaite ist der hinteren Rumpfgegend noch für einige Zeit eigenthümlich (vgl. Fig. 52. 55).

Die übrigen, einigen weiteren Entwickelungsstufen angehörigen Durchschnittsbilder habe ich nicht allein zur Bestätigung der bereits an jüngeren Keimen erläuterten Bildungsgeschichte der Wirbelsaite, sondern auch dazu bestimmt, gewisse gelegentliche Besonderheiten in der Umgebung der Wirbelsaite kennen zu lehren, welche einseitig verwerthet, irrthümliche Ansichten hervorrufen können. — Die Durchschnitte Fig. 50. 51 sind einem Embryo mit breiter, flacher Medullarfurche entnommen. Der aus der Mitte des Rumpfes stammende (Fig. 50) zeigt eine völlig gesonderte, wenn auch dem Darmblatte anhängende Wirbelsaite. Dieser Mitteltheil

des Darmblattes ist aber auf der einen Seite in geringer Entfernung von der Wirbelsaite durch eine Lücke von dem peripherischen Darmblatttheile völlig getrennt, wobei ein nach unten vorragender Theil der Segmentplatte sich in jene Lücke einkeilt. Auf der anderen Seite erscheint eine solche Trennung gewissermassen vorbereitet; in anderen ebenso alten oder älteren Embryonen findet sich die erwähnte Lücke auch beiderseits, aber immer in ganz beschränkten Abschnitten des Rumpfes. Da die Segmentplatte im übrigen durch eine klaffende Spalte vom Darmblatt getrennt ist, und nur an den bezeichneten Stellen sich in dasselbe einkeilt, so liegt die Vermuthung nahe, dass in der That ihre betreffende stumpfe Kante durch Druck jene Kontinuitätstrennung des Darmblattes verursachte, indem dieses in Folge seiner festen Verbindung mit der Wirbelsaite in einer gewissen Spannung erhalten wurde, also jenem Drucke nicht ausweichen konnte. Bestätigt wird diese Ansicht dadurch, dass ein solcher Druck der Segmentplatten auf die Seitentheile des an die Wirbelsaite befestigten Darmblattes später ganz evident wird, indem es zu beiden Seiten der Medianebene hinabgedrückt die Darmrinne bildet (vgl. Fig. 53—55; No. 4 Taf. V); und ferner dadurch, dass die genannten Lücken nur dort auftreten, wo die Segmentplatten mit einer unteren Kante in das Darmblatt hineinragen. Endlich bemerke ich noch, dass selbst schon auf dem vorigen Stadium ein erster Anfang dieses Vorgangs nunmehr nicht zu verkennen ist (Fig. 49). Allerdings halte ich nun diese unregelmässig auftretende und schnell vergängliche Bildung nicht für bedeutsam, wesshalb ich sie auch früher unerwähnt liess; ich brachte sie aber hier zur Sprache, um andere ähnliche, und für meinen gegenwärtigen Zweck wichtigere Erscheinungen, auf die ich gleich näher eingehe, in das rechte Licht zu setzen.

An dem zweiten, demselben Embryo entnommenen Durchschnitt (Fig. 51) ist die obige Kontinuitätstrennung des Darmblattes nicht zu sehen; dafür ist aber die Wirbelsaite demselben nicht nur innig angefügt, sondern ähnlich wie im ersten Falle die Segmentplatte, mit einer unteren Kante in dasselbe eingekeilt. Auf den ersten Blick könnte man hier die Sonderung von Wirbelsaite und Darmblatt überhaupt vermissen und so doch eine Bestätigung der Ansicht Calberla's zu finden meinen; der Nachweis der freilich engen, durch Pigment gekennzeichneten Trennungsspalte und noch mehr ihr direkter Uebergang in die gleichsinnigen ganz unzweifel-

haften Spalten der benachbarten Schnitte, wie sie Fig. 50 darstellt, machen aber jener Vermuthung ein Ende. Ebensowenig stichhaltig wäre die andere Vermuthung, dass in der Fig. 51 wenigstens jenes von Calberla beschriebene Stadium vorläge, wo die Darmblatthälften von beiden Seiten her unter der Wirbelsaite zusammenwüchsen. Denn einmal soll ja nach Calberla die ganze Entwickelung der Wirbelsaite und des zusammenhängenden Darmblattes von vorn nach hinten erfolgen, während unser Durchschnitt nicht hinter dem erstbesprochenen mit der vollkommeneren Bildung, sondern davor und zwar an der Grenze von Kopf und Rumpf inmitten eines ebenfalls ganz normal gebildeten Abschnittes lag; ferner ist er überhaupt ein Ausnahmsbefund an einem relativ älteren Embryo, während gerade auf den vorangegangenen Entwickelungsstufen durchweg das gewöhnliche Verhältniss der Wirbelsaite zum Darmblatt angetroffen wird. Zum Ueberfluss verweise ich auf den Durchschnitt Fig. 52, welcher der hintersten Partie eines nur wenig älteren Embryo entnommen, eine völlig gesonderte Chorda zeigt, während Calberla noch in der Rumpfmitte eines ganz gleich alten Embryo Wirbelsaite und Darmblatt nicht gesondert fand (No. 3 Fig. 20). Ich bemerke dazu, dass der Unkenembryo Calberla's, in dessen Mitte angeblich mittleres und unteres Keimblatt noch nicht geschieden waren (No. 3 Fig. 21a), im Alter demjenigen gleichkommt, dessen vollkommen gesonderte Wirbelsaite ich vorhin besprach (Fig. 50).

Ist nun die Möglichkeit ausgeschlossen, dass jener eigenthümliche Befund, wo die Wirbelsaite in das Darmblatt hineinragt, irgendwie zu Gunsten der Ansicht Calberla's gedeutet würde, so ergibt sich anderseits eine Erklärung in ganz anderem Sinne, sobald wir noch ältere Embryonen zum Vergleich heranziehen (Fig. 53—55). Ich sprach schon davon, dass und wie der Druck der Segmentplatten auf das darunterliegende Darmblatt sich in dieser Periode äussert: das letztere gibt, statt wie anderswo zu zerreissen, dem Drucke durch eine Ausbiegung nach unten nach. Anders jedoch verhält es sich unter der Wirbelsaite, von wo aus das Darmblatt nach zwei Seiten hin auseinandergezogen wird und seine Zellen daher gelegentlich, wie im vorliegenden Falle (Fig. 54), beinahe bis zur völligen Trennung auseinanderweichen, welche an anderen Stellen thatsächlich eintritt. Offenbar ist also die besprochene, an jüngeren Keimen vorkommende Einkeilung der

Wirbelsaite in das Darmblatt (Fig. 51) nur der Anfang seiner eben erörterten Trennung an derselben Stelle. Endlich werden an denselben Embryonen, welche diese Erscheinungen zeigen, bisweilen auch die seitlichen Kontinuitätstrennungen des Darmblattes angetroffen, beides jedoch nur in ganz vereinzelten Befunden und durchaus unregelmässig im Verlaufe der gewöhnlichen normalen Bildungen. So grenzte z. B. der in Fig. 54 abgebildete Schnitt vorn und hinten an solche, wie sie Fig. 53 dargestellt, welches letztere Verhalten vom Kopf bis an das Schwanzende (Fig. 55) vorherrschte. Berücksichtigt man nun, dass solche eigenthümliche Bildungen des Darmblattes rein zufällige und abnorme sind, welche erst einige Zeit nach der ersten Sonderung der Wirbelsaite beginnen und mit der Entwickelung der Embryonen statt abzunehmen fortschreiten, um zuletzt wieder zu verschwinden, so erhellt daraus, dass sie mit der eigentlichen Bildung der Wirbelsaite, des mittleren und unteren Keimblattes überhaupt in gar keinem Zusammenhange stehen. Am wenigsten natürlich die seitlichen Lücken, welche ich aber erwähnte, um die offenbar aus ganz ähnlichen Ursachen entstehenden medianen Lücken, falls sie allein beachtet würden, nicht doch bedeutungsvoller erscheinen zu lassen als sie es verdienen. Denn es lässt sich jetzt wohl verstehen, dass solche abnorme Erscheinungen, in einem einzelnen Falle für sich allein betrachtet, für normale Bildungen gehalten und entsprechend verwerthet werden können, wie es mir denn auch von Seiten Calberla's geschehen zu sein scheint (vgl. No. 3 Fig. 17. 18).

Aus den voranstehenden Untersuchungen geht nun meines Erachtens auf das Evidenteste hervor, dass das mittlere Keimblatt der ungeschwänzten Amphibien sich zuerst in kontinuirlicher Schicht vom Darmblatte sondert und erst darauf, aber immerhin schon an den noch kugeligen Embryonen, die Chordaanlage durch die Trennung des medianen Theils des mittleren Keimblattes (Axenstrang) von dessen Seitentheilen (Segmentplatten) entsteht. Daraufhin muss ich die abweichende Darstellung Calberla's für unrichtig und seine Einwendungen gegen die meinige für nicht stichhaltig erklären. Daran wird durch den Einwurf nichts geändert, dass Calberla für seine Abbildungen, welche ja gerade so gut für seine Ansicht zeugen wie die meinigen für

den obigen Befund, den gleichen Anspruch auf naturgetreue Wiedergabe der Präparate erheben könne wie ich. Denn eine Fehlerquelle seiner Auffassung, welche von der Vollkommenheit der Präparate und Abbildungen ganz unabhängig ist, habe ich eben erörtert: die abnormen Bildungen, welche bei einem beschränkten Untersuchungsmaterial ihre Bedeutung verkennen lassen; und eine weitere solche Fehlerquelle liegt in einem ganz gewöhnlichen und von mir schon besprochenen Mangel bei der Herstellung der Präparate, welcher ebenfalls die natürlichen Verhältnisse entstellt, ich meine das Verkleben getrennter Theile zu einer Masse (vgl. S. 142). Wollte man nun annehmen, dass die an meinen Präparaten ersichtlich ganz regelmässige und dem allerseits anerkannten definitiven Zustande völlig entsprechende Sonderung der Chordaanlage vom mittleren und unteren Keimblatte an Dutzenden von Embryonen verschiedensten Alters nur ganz zufällig und künstlich in Folge der Präparation eingetreten sei, so müsste dem eine noch viel grössere Zahl entgegengesetzter und von einem ähnlichen Verdachte freier Beobachtungen gegenüberstehen, um eine so „regelmässige Unregelmässigkeit" zu erklären. Solche Beobachtungen kann ich aber bei Calberla nicht finden; vielmehr ist es eine so gewöhnliche Erscheinung, dass naturgemäss vorhandene Trennungsspalten zwischen einzelnen embryonalen Anlagen in Folge der Präparation sich schliessen und dadurch unkenntlich werden, dass entsprechende negative Befunde in so beschränkter Zahl, wie sie uns Calberla bietet, gegenüber den obigen positiven Beobachtungen durchaus nicht die Wahrscheinlichkeit eines natürlichen Verhaltens beanspruchen können. Ich muss daher annehmen, dass die relativ wenigen Präparate Calberla's, auf welche er seinen Widerspruch gegen meine Angaben gründete, theils nicht ganz natürlich sind, theils irrig gedeutete Abnormitäten enthalten; und dass daher selbst meine früheren „schematischen" Abbildungen den wahren Sachverhalt richtiger wiedergeben, als die „naturgetreu" kopirten Bilder seiner Präparate.

Von der Entstehung der Wirbelsaite in Forellenembryonen hatte ich früher ganz kurz angegeben, dass sie mit derjenigen der Amphibien übereinstimme (No. 4 S. 415), während Calberla ebenfalls kurz und vorläufig bemerkt, dass die Chorda jener Teleostier „zweifellos aus Elementen des primären Entoderms entsteht" und in der Bildungsweise von der bei Petromyzon gefun-

denen nur in untergeordneten Punkten abweicht (No. 3 S. 266). – Auch hierin muss ich meine früheren Angaben aufrecht erhalten, wie ein Blick auf die beigefügten Abbildungen (Taf. VII Fig. 1—6) ergibt: zuerst sondert sich ein kontinuirliches mittleres Keimblatt vom Darmblatt ab, und erst darauf entsteht in jenem die Wirbelsaite. Allerdings zeigen die Durchschnitte (Fig. 1. 2), dass die Trennung des Darmblattes vom Axenstrange, der späteren Chordaanlage, anfangs keine durchgehend vollständige ist; aber sie fehlt eben nicht ganz, sondern erscheint nur unterbrochen, sowie es auch gleichzeitig an einzelnen Stellen zwischen den Seitentheilen beider Keimblätter der Fall ist. Auch muss ich hier besonders an die oben erwähnte Möglichkeit erinnern, dass solche stellenweise Unterbrechungen der Sonderungen künstlich entstanden; ich verweise dazu noch einmal auf die vielen Lücken in den Grenzlinien zwischen den beiden Keimblättern, welche ich überall stehen liess, wo der Linienverlauf bei mittlerer Vergrösserung unkenntlich oder doch undeutlich war, die thatsächliche Kontinuität der Trennung aber oft ohne weiteres auf der Hand liegt, so z. B. an den Schlundfalten des Darmblattes u. s. w. (vgl. Taf. VIII. IX). Immerhin muss ich auf Grund zahlreicher Vergleichungen annehmen, dass die Ablösung des Axenstranges vom Darmblatte etwas träger erfolgt als an den Seitentheilen, und dass selbst die seitlich eben abgesonderte Chordaanlage unten nicht so glatt und rein wie die Segmentplatten vom Darmblatte getrennt ist. Dagegen habe ich niemals gefunden, dass der Axenstrang oder gar die seitlich schon abgesonderte Chordaanlage nach unten völlig angesondert mit dem Darmblatte zusammenhing; noch weniger, dass diese Anlage unmittelbar bis an die Darmhöhle reiche und nur seitlich in das Darmblatt übergehe, welches also in zwei Seitenhälften angelegt, erst sekundär unter der Wirbelsaite zu einem Blatte zusammenflösse (vgl. Fig. 1—3). Wenn Calberla durch den Hinweis auf Petromyzon, an dem er einen solchen Vorgang beobachtet haben will (No. 3 S. 257—259), dasselbe auch für die Salmoniden behauptet, so kann ich ihm darin nicht beistimmen; die letzteren stimmen vielmehr in der Chordabildung, abgesehen von der gedachten kleinen Einschränkung, thatsächlich im allgemeinen mit den Amphibien überein.

Nur ganz beiläufig sei hier Radwaner's gedacht, welcher die Wirbelsaite derselben Fische mit dem Central-Nervensystem

zusammen aus einer gemeinsamen Anlage (Axenstrang — Oellacher) ableitet, weil er auf einem Durchschnitt einen bis in die Nähe des Darmblattes reichenden Kiel, auf zwei anderen Durchschnitten aber unter dem viel kürzeren Kiel die gleich breite Chorda fand, welche daher nur durch Abgliederung von dem ersteren entstanden sein könne (No. 13). Radwaner's Abbildungen sind nun ziemlich richtig, irrthümlich aber der daraus gezogene Schluss, weil die betreffenden Durchschnitte gar nicht mit einander vergleichbar sind. Der erste stammt nämlich, was Radwaner gar nicht bemerkt hat, aus dem Kopf, wie die exquisite Sinnesplatte beweist, der zweite und dritte mitten aus dem Rumpfe. Die an den letzteren sichtbare Chorda reicht aber zu derselben Zeit noch nicht in den Kopf hinein, wo vielmehr das Hirn noch bis in die Nähe des Darmblattes oder — im Bereiche der medianen Lücke des mittleren Keimblattes — bis an dasselbe hinabreicht; der viel kürzere Kiel des Rumpfes ist aber stets durch die dicke Chordaanlage vom Darmblatte getrennt. Man vergleiche, um den Irrthum zu verstehen, die Figg. 25. 28 und 5. 33.

Ich habe bisher das berücksichtigt, was gegen meine Darstellung direkt eingewendet wurde oder eingewendet werden könnte. Es bleiben noch die indirekten Bedenken dagegen zu erörtern übrig. — Wenn die Chordabildung der Teleostier und Amphibien, so könnte gefragt werden, wirklich so erfolgte, wie ich es angab, wie erklären sich alsdann die ebenso bestimmten abweichenden Befunde bei Selachiern (Balfour) und Cyklostomen (Calberla), von den Amnioten gar nicht zu reden? Kann man annehmen, dass die einzelnen Klassen der Vertebraten in dem gleichen fundamentalen Entwickelungsvorgang so bedeutende Differenzen aufweisen, und ist nicht die bezügliche Bildung bei den niedriger stehenden Cyklostomen und Selachiern ein Indicium gegen die Richtigkeit der abweichenden Beobachtungen über dasselbe Organ bei den Teleostiern und Amphibien?

Solche Fragen gehen von dem Standpunkte aus, dass wenn die Formverwandtschaft gewisser Abtheilungen im allgemeinen und auch die Homologie ihrer einzelnen Organe genügend nachgewiesen sind, es nicht wahrscheinlich ist, dass diese selben Organe ontogenetisch auf verschiedenem Wege entstehen. Selbst die relative Berechtigung einer solchen Ansicht hängt aber davon ab, in welcher Weise die geforderte Uebereinstimmung der Entwickelung definirt

wird. Wollte man darunter eine vollständige Gleichheit des Ursprungs und der weiteren Umbildung der einzelnen Anlagen verstehen, so müsste eine solche Uebereinstimmung selbst der Ordnungen, vielleicht sogar noch engerer Abtheilungen der Wirbelthiere geläugnet werden; sowie anderseits die Ansicht, dass homologe Organe in ihrer Entstehung eine unbegrenzte Verschiedenheit zeigen könnten, alsbald jede Scheidung zwischen vergleichbaren und einander völlig fremden Bildungen aufheben würde. Es ist vielmehr als Bedingung der zuzugestehenden Homologie eine solche Einschränkung dieser Verschiedenheit der Anlagen anzuerkennen, dass die Differenzen sich auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückführen und womöglich in fortlaufende Umbildungsreihen jener ursprünglichen Form anordnen lassen. Wenden wir nun dieses Kriterium auf den vorliegenden Fall an, so werden wir die Uebereinstimmung in der Entwickelung der Chorda, sowie dieselbe von Balfour und Calberla bei Selachiern und Cyklostomen, und von mir bei Teleostiern und Amphibien beschrieben wurde, nicht vermissen.

Das allen diesen Vertebraten Gemeinsame ist der Ursprung der Wirbelsaite aus dem Entoderm, verschieden der dabei sichtbare Vorgang. Bei den Amphibien theilt sich das Entoderm zuerst durchweg in zwei übereinanderliegende Schichten — mittleres Keimblatt, Darmblatt, und darauf erscheint die Chorda als der ausgesonderte mediane Theil des mittleren Keimblattes. Bei den Teleostiern verhält es sich ganz ähnlich, mit dem scheinbar sehr unwesentlichen Unterschied, dass der die Chorda repräsentirende Mitteltheil desselben Keimblattes anfangs sich weniger vollkommen vom unterliegenden Darmblatte ablöst als die Seitentheile. Immerhin involvirt dieser Umstand einen, wenn auch zunächst geringfügigen Unterschied jener drei Theile des Mesoderms vor der Sonderung der Wirbelsaite und vermittelt dadurch die Anknüpfung an die bei den Selachiern beobachteten Vorgänge, wo dieselben drei Theile unabhängig voneinander und nicht einmal gleichzeitig sich von dem darunter zurückbleibenden Darmblatte ablösen, so dass die Wirbelsaite als sekundäres Erzeugniss des mittleren Keimblattes nicht mehr bezeichnet werden kann und dieses mit zwei getrennten Hälften auftritt. Aehnliches zeigen die Cyklostomen nach Calberla, mit dem Unterschied, dass unter der sich sondernden Chorda nicht wie unter den Seitentheilen des mittleren Keimblattes

ein Stück Darmblatt zurückbleibt, sondern dieselbe den Mitteltheil des gesammten Entoderms begreift, und von der Begrenzung der Darmhöhle erst dadurch ausgeschlossen wird, dass die gleichfalls paarigen Hälften des Darmblattes sich von der Chorda lösend unter ihr zusammenfliessen. Doch scheint mir diese Differenz zwischen Cyklostomen und Selachiern nicht grösser als die bereits erörterten Veränderungen der Chordaanlage von den Selachiern aufwärts zu den Teleostiern und Amphibien; denn, anders ausgedrückt, entsteht die Chorda in dem einen Fall (Selachier) aus einer, aus dem Entoderm hervortretenden medianen Wucherung desselben, im andern Fall (Cyklostomen) dadurch, dass der mediane Theil dieser Schicht gleichsam nach oben hinausgedrängt und abgeschnürt wird, ähnlich einer sich abschnürenden Falte. Dadurch schliesst sich aber die Chordabildung der Cyklostomen eng an diejenige an, welche bei den Ascidien und Amphioxus beobachtet wurde (Kowalewsky), indem auch bei diesen Thieren der Mitteltheil des Entoderms als Chordaanlage sich von den darunter zusammenwachsenden Hälften des Darmblattes abschnürt, bei den Ascidien als solider Strang, bei Amphioxus als Entodermfalte. Dieses letztere Verhalten bei Amphioxus ist noch dadurch besonders interessant, als die lateralen Muskelsegmente ganz in derselben Weise und jedes für sich aus dem Entoderm hervorgehen (No. 10). Es erhellt daraus erstens, dass die Unterschiede zwischen dem Mitteltheil und den Seitentheilen des mittleren Keimblattes von den Amphibien abwärts sich nicht ins Ungemessene steigern, sondern sich wieder bis zu einem gewissen Grade ausgleichen, sodass jene drei Theile wieder als genetisch gleichartige Absonderungen des Entoderms erscheinen; und daran schliesst sich die weitere Ueberlegung, dass, wenn die gleich isolirt angelegten Muskelsegmente des Amphioxus jederseits unzweifelhaft einer kontinuirlichen Segmentplatte der Fische und Amphibien homolog sind, sie in Gemeinschaft mit der Chordaanlage als nach dem Ursprung gleichartige Elemente des später sich daraus entwickelnden einheitlichen Mesoderms anzusehen sind. Wir hätten also bei den genannten Thieren folgende Stufen in der phyletischen Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda zu unterscheiden. 1. Eine mediane Falte des Entoderms bildet die Chorda, seitliche und segmental getrennte Falten desselben Blattes die einzelnen Muskelplatten (Amphioxus). 2. Eine faltenähnliche Abschnürung des medianen Entodermtheils bildet die Chorda, die

Anlagen der Muskelplatten fliessen aber jederseits zu einer kontinuirlichen oberen Entodermschicht, dem Seitentheil des mittleren Keimblattes zusammen (Cyklostomen). 3. Auch die Chorda erscheint nunmehr als abgespaltene obere Schicht des medianen Entodermtheils, aber noch völlig geschieden von den in gleicher Weise aber früher entstehenden Seitentheilen des mittleren Keimblattes (Selachier). 4. Die Anlagen der Chorda und dieser Seitentheile fliessen zu einer kontinuirlichen oberen Entodermschicht zusammen, dem mittleren Keimblatt, welches aber durch eine gewisse zeitliche Verschiedenheit in der Abspaltung vom Darmblatte die ursprüngliche Dreitheilung der Anlage noch andeutet (Teleostier). 5. Die Einheit des mittleren Keimblattes ist vollkommen, die Chorda durchaus eine sekundäre Sonderung desselben (Amphibien). — Auf die Amnioten kann ich hier nicht näher eingehen und nur kurz bemerken, dass, da ich die Bildung des einheitlichen mittleren Keimblattes bei den Amphibien und Vögeln (vgl. No. 7) nachgewiesen habe, ich dieselbe auch bei den gewissermassen zwischen ihnen stehenden Reptilien für wahrscheinlich halte, während für die Säuger diese Frage noch nicht entschieden ist. Dass aber die Entwickelungsreihe, von der ich eben gesprochen, nicht die geradlinige Abstammung der genannten Formen voneinander bedeuten soll, brauche ich wohl kaum zu erwähnen.

Eine solche Vergleichung harmonirt freilich nicht mit der Auffassungsweise, wie sie uns aus Calberla's Untersuchungen entgegentritt, welcher schon die bezeichnete Differenz zwischen Cyklostomen und Selachiern „nicht in Einklang zu bringen" vermag (No. 3 S. 263) und dem unter anderem auch meine Angaben über die Chordabildung bei den Amphibien (denen sich ja die Teleostier unmittelbar anschliessen) mit seinen bezüglichen Befunden an Cyklostomen „in direktem Widerspruch" zu stehen scheinen. Ich glaube aber, dass so gewiss es unstatthaft ist, die heterogensten Entwickelungsvorgänge ohne weitere Prüfung aus einander hervorgehen zu lassen, weil die fertigen Zustände eine Verwandtschaft andeuten, wir anderseits nicht mit der Voraussetzung von gewissermassen starren Formen an die Vergleichung jener Vorgänge herantreten sollten. Und indem ich bezüglich der Chorda zu zeigen versuchte, wie ihre Anlage während der phyletischen Entwickelung sich wahrscheinlich veränderte, ohne die Beziehungen der verschiedenen Formen zu einander und zum gemeinsamen Ursprung zu

verlieren, komme ich zu dem gleichen allgemeinen Ergebnisse der Detailuntersuchung, welches ich in den beiden vorhergehenden Abhandlungen darzulegen mich bemühte. Dasselbe wie für die Chorda gilt mutatis mutandis auch für das Central-Nervensystem und die drei höheren Sinnesorgane, — überall lässt sich bei genauerer Untersuchung scheinbar Widerstrebendes verbinden, eine allmähliche Divergenz von einem gemeinsamen Ausgangspunkte nachweisen, und so ein wenn auch beschränkter Einblick gewinnen in die Vorgänge, welche der Veränderung und Fortbildung der „Art“ zu neuen Formen zu Grunde liegen.

Literaturverzeichniss.

1. v. Baer, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Thiere.

2. Balfour, The development of Elasmobranch fishes, in: Journal of Anatomy and Physiology Vol. X.

3. Calberla, Zur Entwickelung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten, in: Gegenbaur, Morphologisches Jahrbuch III.

4. Goette, Die Entwickelungsgeschichte der Unke.

5. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere, in: Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1869. No. 26.

6. Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. I. Der Keim des Forelleneies, in: M. Schultze, Archiv für mikroskopische Anatomie IX.

7. Derselbe, Dass. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei, ebend. X.

8. Kessler, Zur Entwickelung des Auges der Wirbelthiere.

9. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1876.

10. Kowalewsky, Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, in: M. Schultze, Archiv für mikroskopische Anatomie XIII.

11. Kupffer, Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische, ebend. IV.

12. Oellacher, Beiträge zur Entwickelung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie, in: v. Siebold und Kölliker, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XXIII. 1873.

13. Radwaner, Ueber die erste Anlage der Chorda dorsalis, in: Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien LXXIII. III. Abth. 1876.

14. Schapringer, Ueber die Bildung des Medullarrohrs bei den Knochenfischen, ebend. LXIV. II. Abth. 1871.

15. Vogt, Embryologie des Salmones.

16. Weil, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Knochenfische, in: Sitzungsberichte u. s. w. Wien LXV. III. Abth. 1872.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII—X.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

d Deckschicht.
g Grundschicht.
f Rückenfurche des Forellenkeims.
ax Axenplatte.
ax' Medianer Kiel derselben.
ax'' Seitentheil derselben.
sp Sinnesplatte und deren Fortsetzung im Rumpfe.
sp' Ohranlage.
sp'' Augenanlage.
sp''' Nasenanlage.
s Aussensaum der Axenplatte.
sf Einsenkungen der Oberhaut zur Schlundfaltenbildung.
ob Oberhaut.
m g Mediale Grenzfurche.
l g Laterale Grenzfurche.
h Hirn.
r Rückenmark.
r' Centralkanal desselben.

m Mittleres Keimblatt.
m' Axenstrang desselben.
st Segmentplatte.
st' Seitenplatte des mittleren Keimblattes.
ch Chorda.
db Darmblatt.
db' Schlundfalte desselben.

Tafel VII.

Aus der Entwickelungsgeschichte der Forelle.

Fig. 1—6. Querdurchschnitte durch Keime und Embryonen verschiedenen Alters in der Mitte des Rumpftheils.

1. Beginn der Sonderung der beiden unteren Keimblätter, ax durch m median eingedrückt.
2. Fortschritt dieser Sonderung, Beginn derjenigen der Chorda (ch) und des Kiels (ax').
3. Bildung des Kiels und der Rückenfurche, vollständige Sonderung der Chorda (ch).
4. Aus der Nähe des Kopftheils, daher die Fortsetzung der Sinnesplatte (sp) erkennbar ist.
5. Die Axenplatte hat sich in die mediane Rückenmarksanlage r zusammengezogen, woran unmittelbar die Oberhaut d, g stösst.
6. Bildung des Centralkanals r' im Rückenmark r, welches von der Oberhaut ob abgeschnürt ist.

Fig. 7—9. Horizontale Durchschnitte durch den Kopftheil von drei verschiedenen Embryonen in der mittleren Höhe der Sinnesplatte.

7. sp die ungetheilte Sinnesplatte in einem nächsthöheren Schnitt, n die Kerbe zwischen den Anlagen des Auges sp'' und des Geruchsorgans sp'''.
8. Die Anlagen des Geruchsorgans sp''' sind vom vorderen Hirnende völlig getrennt und hängen über und vor demselben nur durch Oberhaut zusammen (vgl. Fig. 31).
9. Zwischen den gestielten Augenblasen sp'' und der Hirnspitze liegen die Anlagen der Nasengruben sp'''.

Fig. 10—14. Mediandurchschnitte verschiedener Embryonen, in welche die Umrisse der in den zugehörigen Sagittaldurchschnitten sichtbaren Sinnesorgananlagen eingetragen sind, 10. durch den ganzen Embryo, 11—14. nur durch den Vordertheil desselben reichend.

10. Die Sonderung der Sinnesplatte in Augen- und Ohranlage (sp'' sp') und das Zwischenstück sp, sw Schwanzknospe.
11. Das Hirn ist bedeutend gestreckt, Auge und Ohr sind von einander entfernt.
12. Beginn der Hirnbiegung, x die Knickungsstelle an der Hirnbasis, o Stelle des Zusammenhangs von Hirn und Augenstiel.

13. Fortschritt der Hirnbiegung, mh, hh, Mittel-, Hinterhirn, tr Hirntrichter, l Linse, o, x wie in Fig. 12.
14. Hirnbiegung an einem älteren Embryo, vh Vorderhirn, mh, hh, tr, x, o wie in Fig. 12. 13, mb Mundhöhle.

Tafel VIII.

Querdurchschnitte von Keimen und Embryonen der Forelle.

Fig. 15. Ein junger Keim mit noch ungesondertem Entoderm (n), dessen Axentheil (a) aber schon die Axenplatte in b eindrückt (vgl. dazu Fig. 1).

Fig. 16. Etwas älterer Keim, dessen Axenplatte bereits den Kiel zu bilden begonnen; die beiden unteren Keimblätter sind, namentlich im Bereiche des Axenstranges (m') noch nicht völlig geschieden (vgl. dazu Fig. 2).

Fig. 17—23. 1. Serie von Durchschnitten, welche die Sonderung der Axenplatte zeigen; 17. hintere, 18. mittlere, 19. vordere Rumpfgegend, 20. Ohrgegend, 21. Augengegend, 22. 23. Nasengegend, wo die Sinnesplatten durch das vordere Hirnende durchschimmern (22.) oder auf dem Durchschnitt allein zu sehen sind (23., vgl. Fig. 7).

Fig. 24 - 30 und Taf. IX Fig. 31. 2. Serie; 24. Mitte des Rumpfes, 25. vorderste Rumpfgegend, 26. 27. Ohrgegend, 28. 29. Uebergangsstrecke, auf welcher die medialen Grenzfurchen schwinden, 30. Augengegend; in Fig. 27—30 mehrfache Lücken in den Grenzlinien der Keimblätter.

Tafel IX.

Fortsetzung der Querdurchschnitte durch Forellenembryonen.

Fig. 31 (zur 2. Serie Fig. 24—30 gehörig). Nasengegend (vgl. Fig. 8).

Fig. 32—36. 3. Serie; 32. Vorderrumpf, 33. Ohrgegend, 34. Uebergangsstrecke, 35. hintere Augengrenze, 36. Augengegend; auch hier Lücken in den Grezlinien bemerkbar, was sich in allen folgenden Serien mehr oder weniger wiederholt.

Fig. 37—40. 4. Serie; 37. Ohrgegend, 38. 39. Uebergangsstrecke, 40. Augengegend, wo die Schlundfaltenbildung zuerst deutlich hervortritt.

Fig. 41—43. 5. Serie; 41. Ohrgegend, in welche die Chorda nunmehr vorgedrungen ist, 42. Uebergangsstrecke, 43. Augengegend an der Wurzel der Augenstiele, die Deckschicht dringt in die Schlundfalten nicht ein.

Fig. 44—46. 6. Serie; 44. Ohrgegend mit abgeschnürtem Hirn und in der Bildung und Abschnürung begriffenen Ohrbläschen, 45. Uebergangsstrecke ohne eine Spur der Sinnesplatte, 46. Augengegend.

Tafel X.

Querdurchschnitte von Unkenembryonen.

Fig. 47. Erste Entwickelungsstufe: Sonderung der 3 indifferenten Keimblätter, nd Nahrungsdotter, o Darmhöhle.

Fig. 48. **Zweite Entwickelungsstufe:** Sonderung der Chorda, welche noch die obere Kante zeigt, — Mitte des Rumpfes.

Fig. 49. **Dritte Stufe:** es erscheint die Rückenrinne f', — hinterste Partie des Rumpfes. x bezeichnet die Stelle, wo die Segmentplatte in das Darmblatt einragt.

Fig. 50. 51. **Vierte Stufe** mit flacher Rückenfurche mf.

50. aus der Mitte des Rumpfes mit seitlicher Darmblattlücke x.

51. aus der Gegend dicht hinter dem Kopfe mit einer Einkeilung der Chorda in das Darmblatt.

Fig. 52. **Fünfte Stufe** mit tiefer Rückenfurche mf. Hinterste Rumpfgegend.

Fig. 53—55. **Sechste Stufe** mit röhrenförmiger Rückenmarksanlage (r) und einer Darmrinne (o).

53. 54. aus der Mitte des Rumpfes, x bezeichnet eine beginnende Darmblattlücke unter der Wirbelsaite.

55. aus der hintersten Rumpfgegend.

Untersuchungen über die sternförmigen Zellen der Hodenkanälchen und anderer Drüsen.

Von

Dr. **B. Afanassiew**
aus St. Petersburg.

Hierzu Taf. XI.

Unter den verschiedenen Fragen über den Bau der membranae propriae der schlauchförmigen und acinösen Drüsen hat die Frage, wie sich zu denselben die platten sternförmigen Zellen, die von Henle[1]) zuerst in Brust- und Magendrüsen beschrieben wurden, verhalten, wiederholt die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Henle

1) Handbuch der Eingeweidelehre. 1. Aufl. S. 46.

war geneigt diese Gebilde als Nervenzellen zu betrachten, konnte sich aber ihre Bedeutung nicht erklären.

Kölliker[1]) nimmt für die Speicheldrüsen an, dass diese sternförmigen Zellen, mit einander verschmelzend, eine Hülle um die Drüsenbläschen bilden. Den Bau der membranae propriae in denselben Drüsen beschreibt auch in der letzten Zeit Lawdowsky[2]). Diese Zellen anastomosiren nach ihm mit einander durch ihre Fortsätze und bilden um die Drüsenläppchen durchbrochene korbähnliche Membranen. Dieselbe Ansicht über den Bau der Hülle der Thränendrüsen hatte schon Boll[3]) ausgesprochen. Er hat aber diese Meinung wieder aufgegeben, als er sich von der Anwesenheit einer geschlossenen Hülle um die Acini der Drüsen überzeugt hatte. Die von ihm früher erhaltenen Körbe von anastomosirenden sternförmigen Zellen betrachtet er nunmehr als ein Kunst-Product[4]). Das Verhalten der sternförmigen Zellen zu der structurlosen Membran ist vielmehr ein solches, dass sie mit ihrem Körper und ihren Fortsätzen auf derselben in Form von Streifen und Rippen aufsitzen[5]). Auf diese Weise bildet die structurlose Membran nebst den sternförmigen Zellen nur eine histologische Einheit. Einen ähnlichen vollständigen Zusammenhang, eine Verschmelzung zwischen den membranae propriae und den sternförmigen Zellen beschreibt vor kurzem Kolessnikow[6]) für die Brustdrüse. — Dieser Ansicht schloss sich später auch Henle an[7]), nur nimmt er an, dass diese Zellen aussen auf den membranae propriae sich befinden. Feines Bindegewebe durchsetzt in geringer Menge die primären Läppchen der Drüsen und bildet auf der äusseren Fläche der structurlosen Membran ein mit derselben zusammenhängendes Netz sternförmiger Zellen. Diese Lage dieser Gebilde im Binde-

---

1) Handbuch der Gewebelehre. 5. Aufl. 1867. S. 357.

2) Zur feineren Anatomie und Physiol. der Speicheldrüsen etc. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 13. 1877 p. 315.

3) Ueber den Bau der Thränendrüse. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. IV p. 146.

4) Beitrag zur mikrosk. Anatomie der acinösen Drüsen. Inaug.-Dissert. Berlin 1869. pag. 16.

5) Siehe: Stricker's Handbuch. Bd. II. S. 1163; Boll. Die Thränendrüse.

6) Die Histologie der Milchdrüse etc. Virchow's Arch. Bd. LXX.

7) Eingeweidelehre. 2. Aufl. S. 74. 1873.

gewebe aussen auf den membranae propriae nahm auch W. Krause[1]) an, später[2]) jedoch hat er sich überzeugt, dass dieselben auf der inneren Fläche der Membran sich befinden und leicht von denselben isolirt werden können[3]). Pflüger ist nicht der Ansicht von Kölliker und Boll. Er behauptet, dass in frischen Präparaten der Speicheldrüsen man immer um jeden acinus eine structurlose Membran sehen kann und kein reticulum. Die sternförmigen Zellen liegen auf der innern Fläche der membranae propriae und befinden sich durch ihre Fortsätze einerseits mit dem Drüsenepithel, andererseits mit den Nervenfasern in Verbindung. Aus diesem Grunde betrachtet er dieselben als Nervenzellen. — Das Netz der sternförmigen Zellen beschreibt auch Langer[4]) in der Milchdrüse, aber die Frage über das Verhalten derselben zu der structurlosen Membran lässt er ungelöst.

Zum Schluss dieser literarischen Uebersicht wollen wir noch bemerken, dass Mayer[5]) bei der Macerirung der Speicheldrüsen zwei Arten von sternförmigen Zellen gesehen hat, von welchen er die eine für veränderte Epithelialzellen hält.

Aus der Zusammenstellung aller dieser Meinungen über die sternförmigen Zellen ist leicht zu ersehen, dass die Einen dieselben als einen Bestandtheil der membranae propriae betrachten, die Anderen als Bindegewebszellen, welche zwischen den einzelnen Drüsenläppchen liegen. Noch Andere beschreiben dieselben auf der Wand der membranae propriae, die zum Drüsenepithel gerichtet ist. Und endlich betrachtet man dieselben als Bestandtheile der Drüsenhülle, mit welchen sie untrennbar verbunden seien. Die Sache wird noch complicirter dadurch, dass einige Autoren zu derselben Klasse von Gebilden auch die sog. Stützzellen verschiedener Organe, und besonders diejenigen der Samenkanälchen zählen wollen. Als Vertheidiger dieser Ansicht tritt hauptsächlich Merkel[6])

1) Zeitschrift f. rationelle Medicin. Bd. XXIII. 1865. Ueber die Drüsennerven, S. 51.

2) Handbuch der mensch. Anatomie von C. Krause. 3. Aufl. bearb. von W. Krause. 1876, S. 37.

3) Stricker's Handb. S. 306.

4) s. Stricker's Handbuch der Gewebelehre.

5) Arch. f. mikrosk. Anat. VI, 101, 1869.

6) Die Stützzellen des menschlichen Hoden. Arch. f. Anat u. Phys. von Reichert u. Du Bois-Reymond 1871.



auf. Indem er das Netz anastomosirender Zellen in den Samenkanälchen untersucht hat, das zuerst von Sertoli beschrieben worden ist, kommt er zu dem Schlusse, dass dasselbe als Schutz- und Stützapparat der samenbildenden Zellen diene. Dieselbe Rolle spielen, seiner Meinung nach, die Drüsenkörbe, die zuerst von Boll beschrieben worden sind, in den acinösen Drüsen, d. h. sie dienen als Stützsubstanz für das Drüsenepithel.

Die Stützzellen, wie Merkel dieselben beschreibt, sitzen mit breiten Füssen der membrana propria auf und geben Ausläufer in das Innere der Kanälchen ab, mit welchen sie untereinander anastomosiren und wie bei einem Schwamm ein Gerüst bilden. In den freien Zwischenräumen dieses Gerüstes befinden sich die samenbildenden Zellen der Hoden.

Diese Beschreibung allein ist schon genügend, um die Analogie dieser Zellen mit den sternförmigen Zellen anderer Drüsen bezweifeln zu lassen. Unsere Untersuchung der Hoden verschiedener Thiere macht die Ansicht Merkel's noch zweifelhafter, da wir mit Sicherheit auf der inneren Fläche der membranae propriae der Samenkanälchen noch ein Netz besonderer sternförmiger Zellen constatiren konnten, die mit einander anastomosiren und eine netzförmige Hülle der Samenkanälchen bilden. Nach der Form und Vertheilung dieser Zellen verdienen sie viel mehr das Recht, mit den sternförmigen Gebilden anderer drüsiger Organe zusammengestellt zu werden, als die Merkel'schen Zellen.

Einer Beschreibung der sternförmigen Zellen, welche die am meisten peripherische Schichte der Samenkanälchen bilden, begegnen wir nur bei Sertoli[1]) in der erst neuerdings publicirten Arbeit über die Entwicklung der Samenfäden der Ratten. Der Verfasser giebt aber denselben den Namen „cellule germinative“ und betrachtet sie als die Quelle der Entwicklung der samenbildenden Elemente in den Hodenkanälchen. Bei unseren Untersuchungen konnten wir diese Rolle der Zellen nicht bestätigen; wir sind vielmehr zu dem Schlusse gelangt, dass sie zu derselben Classe von Gebilden gehören, wie die sternförmigen Zellen der membranae propriae anderer Drüsen.

Bevor wir aber zu weitern Behauptungen über die stern-

1) Struttura dei canalicoli semiferi e sviluppo dei nemaspermi del ratto. Torino, 1878.



förmigen Zellen der Samenkanälchen übergehen, wollen wir die Beschreibung derselben möglichst genau geben, da bis jetzt auf dieselben die Aufmerksamkeit der Forscher wenig gerichtet war. — Die einzige Beschreibung dieser Zellen, welche bisher gegeben wurde, rührt, wie gesagt, von Sertoli her und dürfte um so mehr eine Ergänzung erfordern, als sie in der Auffassung gipfelt, als hätten diese Gebilde eine directe Beziehung zur Spermatozoen-Bildung.

Unsere Untersuchungen sind an Hoden verschiedener Thiere gemacht worden, die wir zu verschiedenen Zeiten (vom November bis April) erhalten haben: Pferde, Ochsen, Schafböcke, Katzen, Hunde, Ratten etc. Die Präparate waren hauptsächlich mit Müller'scher Flüssigkeit während 6—10 Tagen behandelt. Von solchen nicht erhärteten, eher macerirten Hoden, ohne vorherige Behandlung mit Alkohol, haben wir Schnitte angefertigt, dieselben mit Wasser gewaschen und mit einer amoniakalischen Lösung von Eosin gefärbt, nachher in einem Tropfen Glycerin ausgebreitet, ohne dabei zu zerzupfen, weil in solchen Fällen die aus den Kanälchen austretende Flüssigkeit das Bild verdunkelt.

In auf diese Weise bereiteten Präparaten gelingt es Stellen zu finden, wo die membrana propria sich vom Inhalte der Samencanälchen losgelöst hat. Dann erscheint diese Membran als ein leicht rosaroth gefärbtes Plättchen, auf welchem man bei vielen Thieren die Kerne derselben sehen kann, welche durch Eosin fast gar nicht gefärbt werden. Diese Kerne sind viel besser im Profil an den Rändern der Schnitte erkennbar. Im Zwischenraume zwischen der losgelösten Membran und dem in situ zurückgebliebenen Inhalte des Kanälchens verbreitet sich ein Netz grosser sternförmiger Zellen, welche mit einander durch ihre langen Fortsätze anastomosiren. An gelungenen Präparaten sieht man, dass ein Theil dieser Zellen in Verbindung bleibt mit der membrana propria, ein anderer Theil mit dem Samenkanälcheninhalte, ein dritter ist freigelegt. Die verschiedene Lage der Zellen lässt ihre Eigenschaften leicht studiren. Die auf der membrana propria haften gebliebenen stellen feine, homogene Plättchen dar, mit hellem Protoplasma, welches stark vom Eosin gefärbt wird. Jedes Plättchen hat eine sternförmige Gestalt mit 3 bis 6 Fortsätzen von verschiedener Grösse, welche direct mit den Fortsätzen der nächstliegenden Zellen verbunden sind. Im Centrum der Zelle sieht man einen Kern mit

stark glänzendem Kernkörperchen. Der lamellöse Charakter dieser Zellen ist leicht zu constatiren, wenn man sie im Profil betrachtet. Dann erscheinen diese Elemente in Form feiner spindelförmiger Körperchen mit einer kleinen Erhöhung in der Mitte, diè dem Kern entspricht. In der gleichen Form erscheinen diese Zellen auf feinen Längs- und Querschnitten, indem sie wie spindelförmige Erhöhungen auf der innern Fläche der membrana propria sich darstellen, und gleichen so den Kernen der membrana propria. Aber bei genauerer Untersuchung stellt sich heraus, dass die Kerne der Hülle des Kanälchens sich durch Eosin nicht färben, und sich nicht isoliren lassen. Schüttelt man die auf die oben erwähnte Weise vorbereiteten Schnitte in einem Probirgläschen mit Wasser, so erhält man die isolirten Elemente, so wie auch Theile des Netzes anastomosirender Zellen von verschiedener Grösse. Die isolirten sternförmigen Zellen sind leicht zu unterscheiden von den übrigen Elementen in den Samenkanälchen, weil diese letzteren grosse Kerne enthalten und ein stark körniges Protoplasma haben, durch Eosin nicht so stark gefärbt werden und endlich eine runde oder polygonale Form besitzen.

Auf dem gleichen Wege gelingt es oft Stücke der membrana propria, und, mit denselben verbunden, das Netz sternförmiger Zellen zu erhalten, indem der übrige Inhalt der Samenkanälchen herausgefallen ist. Besonders schöne Präparate haben wir nach dem Maceriren des Hoden eines Stieres in einer einprocentigen Lösung von doppeltchromsaurem Kali oder Ammoniak erhalten. Die Verbindung der sternförmigen Zellen mit der membrana propria ist eine sehr lockere, so dass beim Zerzupfen der Präparate dieselben sehr leicht mit dem übrigen Inhalte der Samenkanälchen entfernt werden. Nur in Präparaten, die längere Zeit in Müller'scher Flüssigkeit waren und später mit Alkohol behandelt wurden, sind die sternförmigen Zellen schwerer von der membrana propria zu isoliren, so dass an feinen Schnitten der ganze Inhalt der Kanälchen verloren geht; an den Wänden sieht man dann hie und da spindelförmige Erhöhungen, die Profile sternförmiger Zellen.

Der allgemeine Character der sternförmigen Zellen ist bei allen von uns untersuchten Thieren derselbe, nur die Grösse ist verschieden, so z. B. beim Pferde haben dieselben einen Längsdurchmesser von 0,0140 bei einer Breite von 0,0116 mm; bei andern Thieren sind dieselben grösser. Beim Schafbock haben sie eine

Breite von 0,145 und eine Länge von 0,160. Beim Stier bis 0,0175.

Die Frage über die Bedeutung dieser Zellen ist schwer zu lösen. Indem es uns nicht gelungen ist, einen Zusammenhang derselben weder mit Nervenfasern, noch mit den Elementen des Kanälcheninhaltes zu statuiren, so sind wir am wenigsten geneigt dieselben als Nervenzellen zu betrachten. Ferner spricht ihr gleiches Aussehen im thätigen und unthätigen Zustande der Hoden, ihre sternförmige Gestalt mit anastomosirenden Fortsätzen, und die abgeplattete Form eher für einen bindegewebigen als epithelialen Charakter derselben.

Aus dem Gesagten folgt, dass in den Samenkanälchen an der inneren Fläche der membrana propria ein Netz sternförmiger Zellen sich befindet, welches um den Inhalt der Kanälchen noch eine zweite Hülle bildet. Diese, wenn man sich so ausdrücken kann, „membrana propria reticulata“ hat nun viel Aehnlichkeit mit den Netzen sternförmiger Plattenzellen, die in den acinösen Drüsen beschrieben worden sind. Von der Analogie dieser beiden Gebilde haben wir uns durch die erneute Untersuchung einzelner acinöser Drüsen gleichzeitig mit der des Hoden überzeugen können, wie auch auf Grund der Resultate anderer Forscher. Es unterliegt keinem Zweifel, dass man bei einer gewissen Bearbeitung der Präparate einerseits die homogene, völlig geschlossene Hülle jeder Alveole einer traubenförmigen Drüse isoliren kann, andererseits vereinzelt oder in Verbindung mit einander die an der Innenfläche der Hülle gelegenen sternförmigen Zellen. Diese zwei Umstände sprechen direct gegen die spätere Ansicht von Boll. In einem Falle, wie es schon Boll selbst zugegeben hat, wird die membrana propria durch Reagentien zerstört und es bleibt nur ein Zellenkorb zurück. Im anderen Falle sind wir berechtigt anzunehmen, dass durch die Methode der Behandlung die Kittsubstanz, welche zwischen den Zellen und der Hülle sich befindet, zurück bleibt und erhärtet, so dass die Verbindung der membrana propria mit den sternförmigen Zellen sich erhält, aber ein Kunstproduct darstellt.

Ein anderes Verhältniss haben wir in den Samenkanälchen. In Folge der Stärke und Resistenz der membrana propria gelingt es, durch Maceriren die Membran und die Zellen stets gesondert zu erhalten.

Die Frage, ob die sternförmigen Zellen allen schlauchförmigen

und acinösen Drüsen eigen sind, kann nur durch unmittelbare Beobachtung gelöst werden. Aber es ist überhaupt zu bemerken, dass die Quantität, Form, Grösse und geringere oder stärkere Verbindung dieser Zellen mit der membrana propria grossen Schwankungen unterliegt, nicht nur in verschiedenen, sondern auch in gleichen Drüsen, je nach den einzelnen Thierspecies. Ausserdem spielt hier auch unzweifelhaft das Alter der Thiere eine Rolle.

Wir haben schon vorher gesagt, dass die von Merkel beschriebenen Stützzellen nicht als analoge Gebilde der sternförmigen Zellen betrachtet werden können. Jetzt erhebt sich die Frage, ob diese von uns hier beschriebenen Zellen der Samenkanälchen nicht in irgend einem Zusammenhang mit den Stützzellen stehen? Sind Sertoli's und unsere Sternzellen vielleicht die Füsse reducirter Spermatoblasten? Die beständige Form und das Verhältniss zum Inhalte der Samenkanälchen in den verschiedenen Stadien der Entwicklung der Samenfäden überzeugen uns aber im Gegentheil, dass von einer Beziehung unserer Zellen zu den Stützzellen von Merkel nicht die Rede sein kann. Die Abbildungen der Stützzellen von Merkel[1]) entsprechen gar nicht den Abbildungen unserer Zellen, die wir in dieser Arbeit geben. Ebenso können wir uns nicht mit Sertoli einverstanden erklären bezüglich der Rolle, die er den sternförmigen Zellen zuschreibt. Die Beschreibung derselben von Sertoli und die von ihm beigelegten Abbildungen lassen keinen Zweifel mehr, dass seine Cellule germinative mit den hier beschriebenen sternförmigen Zellen identisch sind. Dass aber aus ihnen durch Theilung die Samenzellen und Nematoblasten entstehen, scheint mir eine willkürliche Erklärung ihrer Function, denn der übrige Inhalt der Samenkanälchen wechselt seine Form mit den verschiedenen Perioden der Thätigkeit der Hoden, während die sternförmigen Zellen immer ihre Form und Grösse behalten. Theilungserscheinungen der Kerne sind nur selten zu sehen und treten ganz unabhängig von der Thätigkeit und dem Ruhezustande der Hoden auf.

Schliesslich bleibt mir noch über das v. Ebner'sche Keimnetz[2]) Einiges zu sagen.

---

1) Erstes Entwicklungsstadium der Spermatozoiden. Untersuchungen a. d. Anat. Institut zu Rostock, 1874. Taf. II Fig. 9.

2) Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen. Leipzig, 1871. S. 10.

Das von v. Ebner erhaltene Netz gehört zur Reihe der Zellen, die den eigentlichen Inhalt der Samenkanälchen ausmachen (Wandschicht, v. Ebner). In dieser Schicht liegen nach v. Ebner zwei Arten von Kernen, die einen sind runde dunkle, grob grannlirte, die andern sind blasser, von elliptischer Form, scharf conturirt. „Zerzupft man ein tingirtes Samenkanälchen, so gelingt es ohne besondere Mühe, Stücke der membrana propria zu isoliren, auf welchen noch Theile der Wandschichte liegen, während der übrige Inhalt des Samenkanälchens entfernt ist. Man überzeugt sich dann, dass dieselbe aus einer Masse besteht, welche zahlreiche grössere und kleinere stark glänzende Körner enthält, und dass diese Masse ein grobes Netzwerk bildet.“

Aus dieser Beschreibung ist ersichtlich, dass das v. Ebner'sche Keimnetz mit den hier beschriebenen Zellen nicht zusammenfällt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Samenkanälchen vom Schafbock.
a, a Tunica propria.
b, b, b, b Sternzellen im Querschnitt.
c, c Hodenzellen mit Spermatozoenbüscheln.

Fig. 2. Längsansicht eines Samenkanälchenabschnittes; membrana propria linkerseits vom Inhalte abgehoben.
a Tunica propria mit ihren Kernen.
c Hodenzellen mit Spermatozoenbüscheln.
e Sternzellennetz.
An der rechten Seite sieht man eine Sternzelle in Spindelform erscheinend zwischen membrana propria und Hodenzellenmasse.

Fig. 3. Isolirte Partie netzförmig zusammenhängender Sternzellen nebst fünf Hodenzellen.

Fig. 4. Stück der Tunica propria mit netzförmig verbundenen Sternzellen an ihrer Innenfläche.

(Aus dem Laboratorium des Herrn Prof. Dr. A. Gruenhagen in Königsberg.)

Ueber den Zusammenhang der vorderen Augenkammer mit den vorderen Ciliarvenen.

Von

F. Heisrath,
pract. Arzt.

Zur Ermittelung der Abflusswege, auf welchen sich der *humor aqueus* bei Steigerung des in der vorderen Augenkammer herrschenden Druckes entleert, hat Schwalbe[1]) zahlreiche Injectionen in dieselbe an ausgeschnittenen Säugethier- und Menschenaugen, hauptsächlich mit löslichem Berliner Blau ausgeführt. Da sich die vorderen Ciliarvenen hierbei fast regelmässig mit diesem Farbstoffe anfüllten, hielt er sich zu dem Schlusse berechtigt, dass zwischen jenen Gefässen und der vorderen Augenkammer eine offene Communication bestände. Gegen die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind indessen von verschiedenen Seiten her erhebliche Einwände gemacht worden. Leber[2]) erhielt nur bei Anwendung von diffusionsfähigem Carmin eine Injection der Episcleralgefässe, dagegen keine, oder nur in vereinzelten Fällen eine unbedeutende, welche er auf Gefässzerreissungen beziehen zu müssen glaubte, bei Benutzung von dem nicht diffundirenden Berliner Blau. Bei Injectionsversuchen mit einer Mischung beider Farbstoffe fand er nur einen Uebergang von Carmin. An der Hand seiner Versuche kam er dementsprechend zu der Ansicht, dass der Abfluss des Kammerwassers in die Venen nicht auf offenen Communicationswegen, sondern durch Diffusion resp. Filtration erfolge. Auf eine Erklärung der gegentheiligen Resultate Schwalbe's ging Leber nicht weiter ein, als dass er die Möglichkeit von Gefässzerreissungen annahm und die auffallende Inconstanz der Befunde besonders betonte. Schwalbe selbst ist letzterer Umstand nicht entgangen, und hauptsächlich ist ihm die Thatsache merkwürdig und unerklärlich erschienen, dass an Augen, die noch in der Orbita eines eben getödteten Thieres sich befanden, eine Venenfüllung nur bei weit höherem Druck, als bei ganz frischen exstirpirten Augen, und

---

1) Schwalbe, Dieses Arch. Bd. VI. p. 261 ff.

2) Leber, Arch. f. Ophthalm. 1873. Bd. XIX. 2. Abth. p. 91 ff.

bei diesen schwerer, als bei älteren ausgeschnittenen zu erzielen wäre. Andere, z. B. Knies[1]), haben die Versuche beider Experimentatoren als unzureichend oder als unverwerthbar bezeichnet, vor Allem deshalb schon, weil sie mit Ausnahme zweier, von Leber unter höherem Druck am lebenden Thier ausgeführten Injectionen, sämmtlich an ausgeschnittenen Augen bei abnorm starker Drucksteigerung angestellt waren.

Es ergiebt sich hieraus, wie erheblich noch immer die Ansichten über die vorliegende Frage schwanken, und wie nothwendig es ist, dieselbe aufs Neue in Angriff zu nehmen und durch eine womöglich sichere Experimentationsweise einer definitiven Lösung näher zu bringen.

Von ganz besonderer Bedeutung für den Erfolg unseres Unternehmens schien uns die Einrichtung des Injectionsapparates zu sein. Der von uns benutzte war einem andern, zu ganz fremdem Zwecke bestimmten Instrumente, dem Lippmann'schen Kapillarelectrometer[2]), entlehnt. Zwei in einem Charniergelenke bewegliche Metallplatten umfassen hier einen 20 cm im Längs-, 4 cm im Querdurchmesser haltenden starken Gummischlauch, welcher von zwei in der Mitte durchbohrten Messingplatten an beiden Enden luftdicht verschlossen ist. In den Bohröffnungen der Verschlussplatten sind zwei, wenige cm lange, offene Messingröhren eingelöthet. Eine derselben ist mit einem Hahn versehen, die andere trägt ein kurzes, senkrechtes Ansatzrohr und steht durch Gummischläuche erstens in Verbindung mit einem Quecksilbermanometer, zweitens mit einer dreihalsigen Wulff'schen Flasche, welche letztere die Injectionsflüssigkeit enthält und ihrerseits durch einen Gummischlauch mit der Injectionskanüle communicirt. Durch Zusammenschrauben der beweglichen Metallplatten wird der erwähnte grosse Gummicylinder leicht comprimirt, und die in ihm befindliche Luft, falls das Ausströmen durch den Schluss des Hahnes nach der einen Seite verhindert ist, sowohl nach dem Manometer, als nach der Injectionsflasche getrieben. Bei dieser Einrichtung verursacht es selbstredend keine Schwierigkeit, den Druck in der Injectionsflasche messbar zu steigern. Beiläufig möge bemerkt werden, dass die Möglichkeit in dem von uns verwandten Apparate vorlag, den Druck zwischen Null und 200 mm zu variiren und stundenlang constant zu erhalten. — Ein zweites Moment, dessen

1) Knies, Virchow's Arch. f. path. Anat. u. Physiol. Bd. LXV. p. 401 ff.

2) Poggendorff's Annalen der Physik und Chemie Bd. 147.



Wichtigkeit für das Gelingen der Injection im Laufe der Untersuchungen immer merklicher zu Tage trat, ist durch die Beschaffenheit der Injectionskanüle gegeben. Auf die Anwendung metallener Kanülen wurde bald Verzicht geleistet, weil sich dieselben auch bei sorgfältigster Reinigung während des Versuches durch Niederschläge von Berliner Blau allzuleicht verstopften. Auch enge gläserne Kanülen erwiesen sich aus demselben Grunde als unbrauchbar. Nur ziemlich weite, conisch zugeschliffene Kanülen von Glas, welche nach jedem Versuche gut gereinigt wurden, entsprachen ihrem Zwecke. Zur grösseren Vorsicht wurden indessen auch diese nach kurzem Gebrauche durch neue ersetzt. Die Thatsache, dass mit Einführung der letzteren Art von Kanülen unter Beobachtung noch anderer, später zu erwähnender Kautelen, die frühere Unsicherheit der Resultate aufhörte, rechtfertigte die Peinlichkeit nach dieser Richtung hin.

Experimentirt wurde an ausgeschnittenen frischen, oft noch in der Orbita befindlichen, zum Vergleich aber auch an älteren Augen von Fröschen, Schweinen, Schafen, Rindern, Kaninchen, Katzen und Tauben, ferner an Augen lebender Thiere, und zwar von Fröschen, Tauben, Kaninchen und Katzen. — Von Farbstoffen wurden zu Injectionen in die vordere Kammer indigoschwefelsaures Natron, Eosin, Carmin, Berliner Blau und eine Mischung der beiden letzteren benutzt.

Zunächst sollen die an ausgeschnittenen Augen gewonnenen Resultate mitgetheilt werden. Nach den ersten Versuchen unter verschieden hohem Druck wurde in der Folge nur mit einem gleichmässig niedrigen Quecksilberdruck von 10—12 mm gearbeitet, um gleich von vorne herein dem Einwande zu begegnen, dass eine etwa aufgetretene Venenfüllung durch eine von zu hohem Druck bedingte Gefässzerreissung veranlasst sein könnte. Es ergab sich nun zwar, dass die diffundirenden Farbstoffe, wie Carmin, viel schneller in die Episcleralgefässe übergingen, als Berliner Blau; doch geschah dies wohl hauptsächlich aus dem Grunde, weil jenen eine geringere moleculare Zähigkeit resp. leichtere Mischbarkeit mit dem *humor aqueus*, als dem nicht diffundirenden Berliner Blau zukommt.

Ferner stellte sich in Uebereinstimmung mit Schwalbe heraus, dass die Füllung bei frischen, noch in der Orbita befindlichen Augen schwerer, als an frischen exstirpirten erfolgte und immer leichter von Statten ging, je später nach dem Tode der Thiere die Augen zur Injection verwandt wurden. — Die ersten

Spuren diffundirender Farbstoffe traten an frischen exstirpirten Augen unter einem Injectionsdrucke von 10 mm Hg. etwa 10 Minuten nach Beginn des Versuches in den Gefässen makroskopisch erkennbar auf. Es folgte bald darauf eine stärkere Füllung mit gleichzeitiger Imbibition des anliegenden Gewebes. Bei Injectionen von Berliner Blau hatte man auf das Eintreten der Gefässfüllung unter Anwendung eines gleichen Druckes, wie dort, etwa 30 Minuten zu warten. Ganz frische Augen in der Orbita wurden etwas später, ältere exstirpirte früher als jene erfolgreich injicirt. — Die Verschiedenheit in der Zeitdauer, welche bis zum Auftritt der Venenfüllung verfloss, war in den erwähnten Fällen nicht etwa eine willkürliche, sondern folgte genau dem Gesetze, dass die grössere oder geringere Leichtigkeit der Injection dem Grade des vorgefundenen Augendrucks entspricht. Nun ist aber dieser bei den in der Orbita befindlichen Augen eben getödteter Thiere höher — etwa 6 mm Hg. —, als bei frischen exstirpirten Augen, wo er ungefähr 4 mm beträgt, und nimmt immer mehr ab, je längere Zeit nach dem Tode der Thiere man eine Druckbestimmung vornimmt. Annähernd richtig wurde der Augendruck nach der Höhe des kleinsten Quecksilberdrucks gemessen, der gerade erforderlich war, um die Farbstofflösung aus der Spitze der Kanüle in den *humor aqueus*, dessen Abfluss man beim Einstich sorgfältig vermieden hatte, übertreten zu lassen.

Ausser den Druckverhältnissen des Auges sind noch verschiedene Umstände zu berücksichtigen, falls eine Constanz der Resultate herauskommen soll. Auch wir waren Anfangs, wie Schwalbe immer, einer ganz frappanten Unregelmässigkeit in der Venenfüllung begegnet. Erst die Einführung weiter gläserner Kanülen brachte uns eine gewisse Gesetzmässigkeit.

Bei Anwendung eines constanten Injectionsdruckes wurden wir dann noch auf andere modificirende Momente hingewiesen. Es war von Belang, ob man beim Einstich der Kanüle *humor aqueus* abfliessen liess oder nicht, speciell für den Gebrauch von Berliner Blau, dessen schwerere Mischbarkeit mit dem Kammerwasser wir bereits hervorgehoben haben. Je weniger Flüssigkeit in der vorderen Kammer vorhanden war, desto leichter konnte der Farbstoff bis zum Iriswinkel vordringen und um so früher in den Gefässen auftreten.

Auch eine gleich schnelle Steigerung des Injectionsdruckes war wesentlich für das Zustandekommen gleichmässiger Resultate.

Ferner wurde nicht ohne Grund darauf gesehen, dass in allen

Fällen Farbstoffe von gleichem Concentrationsgrade (absolute Sättigung) zur Verwendung kamen.

Unter Berücksichtigung der angeführten Umstände und möglichster Schonung des Auges stellte sich nun die merkwürdige Constanz der Resultate heraus, dass bei einem, den vorgefundenen Augendruck um wenige mm übersteigenden Injectionsdrucke in ziemlich gleicher Zeit, sogar bei Augen aus verschiedenen Thierklassen, wie Frosch-, Vogel- und Säugethieraugen, eine Füllung der vorderen Ciliarvenen mit dem nicht diffundirenden Berliner Blau auftrat.

Zum Ueberflusse sind auch noch Injectionen mit einer Mischung von Carmin und Berliner Blau — experimentum crucis Leber — unter niederem Drucke ausgeführt worden. Wir hatten hier den von den Leber'schen Resultaten abweichenden, von uns allerdings erwarteten Befund, dass eine schnellere Carminfärbung von einer mit blossem Auge, oder nur mikroskopisch nachweisbaren Füllung der Gefässe mit Berliner Blau gefolgt wurde. — Schliesslich haben wir noch in einigen Versuchen das Kammerwasser mit der Pravaz'schen Spritze abgelassen, an dessen Stelle eine entsprechende Quantität von Berliner Blau in die vordere Kammer eingebracht und nun eine Drucksteigerung vom hinteren Bulbusraum vorgenommen, worauf gleichfalls eine Venenfüllung bemerkbar wurde. Darnach schien uns nun der Einwand beseitigt zu sein, dass bei einer selbst geringen, von der vorderen Kammer angewandten Drucksteigerung, durch Zurückdrängen der Iris Gefässzerreissungen auftreten könnten. — Injectionen wurden an ausgeschnittenen Augen mit diffundirenden Farbstoffen in 15, mit Berliner Blau in 70 und mit einer Mischung von Carmin und Berliner Blau in 5 Fällen erfolgreich ausgeführt. Missglückte Versuche kamen bei Beobachtung der oben angegebenen Kautelen nicht vor.

Es folgen nun die Ergebnisse, welche wir an den Augen lebender Thiere gesammelt haben. Die Versuchsthiere wurden nur in wenigen Fällen narcotisirt, Katzen und Kaninchen mit Chloral, Frösche mit Curari. Man hatte hier gegenüber den Untersuchungen an ausgeschnittenen Augen wesentlich mit zwei neuen Faktoren zu rechnen. Es waren dies der höhere Blutdruck und die Cirkulation. — Die Experimente wurden meistens bei einem Injectionsdrucke von 30 mm — wenige mm über dem normalen Augendrucke — angestellt.

Es war zu erwarten, dass die Fortschwemmung der Farb-

stoffe durch den Blutstrom ein Hinderniss für die leichte Anhäufung derselben in den Gefässen abgeben könnte, und diese Annahme bestätigte sich denn auch. Bei Augen, die etwa 1 — 1½ Stunden unter einem Drucke von 30 mm mit Berliner Blau injicirt waren, konnte man selten eine stärkere Füllung der Venen mit blossem Auge erkennen, dagegen erschloss die mikroskopische Untersuchung sehr schöne Injectionsbilder. An Kaninchen- und Katzenaugen hatte man nach kürzerer Versuchszeit als einer Stunde unter dem Mikroskop mehr den Anblick einer zerstreuten, bruchstückweisen Färbung, während man nach längerer Dauer des Versuches auch eine ununterbrochene Füllung auf weite Gefässstrecken erhielt, so dass man an eine, allmählich durch Niederschläge von Berliner Blau bewirkte Verlegung des Gefässlumens denken konnte. Eine weit stärkere, mehr oder minder vollständige Venenfüllung zeigten nach 1—1½ stündiger Experimentirzeit unter einem Druck von 30 mm Hg. die Augen lebender Frösche. Als Ursache hiefür darf wohl die durch verminderte Herzaction während des Winters verlangsamte Cirkulation angesehen werden. Augen stark curarisirter Frösche, deren Blutdruck gesunken war, liessen sich noch leichter injiciren.

Bei einigen wenigen Versuchen mit einer Mischung von Carmin und Berliner Blau an Augen lebender Thiere stellte sich heraus, dass Carmin leichter in die Venen überging, aber auch schneller fortgeschwemmt wurde, als Berliner Blau. Jedenfalls war letzteres, auf dessen Nachweis es hauptsächlich ankam, sicher in den Gefässen vorhanden.

Das Eintreten solch konstanter Resultate war allerdings wesentlich von der Beobachtung gewisser Voraussetzungen abhängig. Es wurde am besten während des Einstichs der Kanüle etwas Kammerwasser abgelassen, weil sonst bei Anwendung eines niedrigen Injectionsdrucks das Berliner Blau gar nicht, oder nur theilweise bis zur Corneoscleralgrenze vordringen konnte.

Sodann war es nöthig, unmittelbar nach dem Einführen der Kanüle eine Drucksteigerung bis auf den früheren Augendruck und noch einige mm darüber zu bewerkstelligen. Von wesentlichstem Einflusse auf das Gelingen gleichmässiger Resultate, mehr noch als bei ausgeschnittenen Augen, war der Gebrauch weiter gläserner Kanülen. — Es wurden so in 12 Fällen an Thieren, die mit Chloral oder Curari bewegungslos gemacht waren, in 30 an nicht narcotisirten Thieren mit Berliner Blau und in einigen we-

nigen Fällen mit einer Mischung von Berliner Blau und Carmin einschlägige Resultate erzielt.

Alle von uns gemachten Beoachtungen, speciell der leichte Uebertritt von Berliner Blau in die Venen lebender Thiere, drängen also zu dem Schlusse hin, dass eine offene Communication zwischen vorderer Augenkammer und vorderen Ciliarvenen vorhanden ist.

Schliesslich darf ich nicht verabsäumen, Herrn Professor Dr. A. Gruenhagen für die freundliche Unterstützung bei vorliegender Arbeit meinen innigsten Dank auszusprechen.

Königsberg i. Pr., März 1878.

Nachtrag.

Bei der Fortsetzung der oben in Kürze mitgetheilten Versuche, die wir auch an frischen Menschenaugen durchaus bestätigt fanden, wurden statt des löslichen Berliner Blaus Suspensionsflüssigkeiten in Gebrauch gezogen, und zwar einerseits in Wasser aufgeschwemmter Zinnober, andererseits Blut verschiedener Thiere. Hierbei fand sich, wie wir kurz dem oben Gesagten hinzufügen wollen, dass auch Flüssigkeiten dieser Art ohne erhebliche Schwierigkeiten aus der vorderen Augenkammer in die Skleralvenen übertreten.

Beispielsweise konnte man Menschenblut, welches unter einem Drucke von 20 mm Hg. in die vordere Kammer eines menschlichen Auges eingebracht war, schon nach einer Versuchsdauer von 15 Minuten aus den abgeschnittenen Conjunctivalgefässen ausfliessen sehen. Ueber die Natur des Schlemm'schen Kanals, insofern derselbe zu der vorliegenden Frage in Beziehung steht, sollen später Mittheilungen erfolgen.

Mai 1878.

Ueber die Blutgefässe des Auges der Cephalopoden.

Von

Dr. Jos. Schöbl

in Prag.

Hierzu Tafel XII und XIII.

Obzwar ich in der vorliegenden Arbeit ausschliesslich nur über die Blutgefässe des eigentlichen Auges der Cephalopoden

handeln will, ohne auf den feineren histologischen Bau der einzelnen Organe desselben näher einzugehen, so sehe ich mich dennoch gezwungen des leichteren Verständnisses wegen in der Einleitung die bis jetzt gültigen Ansichten über die Bedeutung der einzelnen Gebilde des Cephalopodenauges, wenn auch nur in aller Kürze zu erwähnen, und dies umsomehr, als die meisten derselben auf Grundlage meiner Untersuchungen in einem ganz anderen Lichte erscheinen und eine ganz andere Deutung erhalten als sie bis jetzt gang und gäbe war, und sich durch meine Arbeit eine Homologie des Auges der Cephalopoden mit jenem der Wirbelthiere von selbst ergibt, nach der bereits viele Forscher zu verschiedenen Zeiten vergebens gefahndet haben.

Hensen („Ueber das Auge einiger Cephalopoden". Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie B. XV. J. 1865), dessen Arbeit bis heute als eine der vorzüglichsten bezeichnet wird und dessen Ansichten über die Bedeutung der einzelnen Gebilde des Cephalopodenauges so ziemlich die meiste Anerkennung gefunden haben, beschreibt das Auge der Cephalopoden etwa folgendermassen:

Die Augenkapsel ist die ausgedehnte mit der Orbita verwachsenen Sclera, welche ausser dem Bulbus auch das mächtige Ganglion opticum umkleidet, welche rings vom Orbitalknorpel entspringt und sich in ein parietales und viscerales Blatt spaltet, von denen das erstere die eigentliche Kapsel bildet, während die letztere als sogenannte Argentea externa den Bulbus überzieht.

Das Parietalblatt umhüllt den Bulbus so locker, dass er sich darin bewegen kann; es besteht aus einer Muskelhaut, schliesst sich nach aussen an das subcutane Bindegewebe an und ist innen von einem Pflasterepithel bekleidet; vorne wird es auf einer kreisförmigen Stelle durchsichtig und bildet so die Cornea, auf die sich eine Strecke weit auch die äussere Haut fortsetzt, aber die Chromatophoren verliert und durchsichtig wird.

Die Cornea ist die unmittelbare Fortsetzung der allmählich massiger gewordenen bindegewebigen Theile der Kapsel (Sclera) mit der sie eine ähnliche Struktur besitzt. Das Visceralblatt der Augenkapsel, oder die Argentea externa, entspringt vom Orbitalknorpel dünn beginnend und verläuft bis zum Rande der Iris, wo es an den herabhängenden Lappen verdickt aufhört. Es besteht aus feinem fibrillären Bindegewebe und verdankt seinen Metallglanz feinen, senkrecht gestellten Plättchen und ist mit Pflasterepithel bekleidet.

Häute des Bulbus.

Ausser der Retina sind die Argentea interna und die Knorpelhaut als Häute des Bulbus zu nennen.

Die Argentea interna (Krohn's) ähnelt der externa, ist aber weit dünner; sie erstreckt sich von der Gegend des Ganglion opticum, wo sie siebförmig durchlöchert ist, bis zum Rande der Iris, wo sie mit der externa zusammenhängt, mit der sie an der Iris gleiche Struktur besitzt, während sie weiter nach hinten viel zarter wird. Zwischen beiden Argenteis sind diverse Längsmuskeln eingebettet.

Die Knorpelhaut besteht aus dem Irisknorpel, dem aequatorialen Knorpelring und der hinteren Knorpelhaut. Der Irisknorpel hängt mit den beiden letztgenannten Knorpelhäuten nur durch Muskeln und Bindegewebe zusammen. Die hintere Knorpelhaut ist siebförmig durchlöchert.

Linse und Ciliarkörper.

Die sehr voluminöse Linse ist durch eine Membran in zwei ungleiche Hälften getheilt.

Das Corpus ciliare erscheint von der Fläche aus radiär gestreift, doch sind diese Streifen keine Falten; es besteht aus häutigen Bindegewebe-Fasern und Zellen, innerhalb deren Gefässe und Enden von Muskelfasern liegen.

Die Bindegewebshaut läuft bis zur Linse hin, an deren Peripherie sie zugespitzt endet. Auf dem Wege dahin faltet sie sich wie eine Halskrause; diese Falten sind membranöse Blätter, von denen Nebenblätter ausgehen, innerhalb welcher sich, ausser Bindegewebe und Muskeln, radiär verlaufende Gefässe befinden. Die Oberfläche der bindegewebigen Membran ist mit einer einfachen Schicht mächtiger Epithelzellen bekleidet, welche die Hauptmasse des Körpers ausmachen; sie sind birnförmig, sitzen mit der breiten Basis auf und geben an dem zugespitzten Ende einen Ausläufer ab, welcher sich zur Linse begibt.

Das Septum der Linse besteht aus zwei Membranen, die nur aus diesen Zellenausläufern gebildet werden. Die anderen Zellenausläufer dringen in die Linse selbst ein und verlieren sich kontinuirlich in den Lamellen derselben, so zwar, dass sie sich in Linsensubstanz umwandeln. Man darf das Corpus ciliare nicht mit dem der Säugethiere vergleichen; eigentlich wäre es besser es Corpus epitheliale (sc. lentis) zu nennen.

Die Retina hört in der Mitte des Aequatorialringes auf und besteht aus zwei leicht und sicher von einander zu trennenden Blättern, und zwar aus der Retina interna, oder dem Stratum epitheliale und der Retina externa oder dem Stratum conjunctivum.

Die Retina interna besteht aus drei Schichten:

1. Homogene Membran (Hyaloidea Limitans).
2. Stäbchenschicht.
3. Pigmentschicht.

Die Retina externa zählt 4 Schichten:

4. Zellenschicht.
5. Balkennetz.
6. Nervenschicht.
7. Hüllhaut der Retina.

1. Die homogene Membran ist ziemlich dick, strukturlos, liegt den Stäbchen locker auf und endet am Ende der Retina vollständig.

2. Die mächtige Stäbchenschicht besteht aus gestreckten parallelwandigen Stäbchen, die an beiden Enden abgestumpft sind; an der Peripherie sind sie kürzer und dicker, im Centrum feiner und länger.

3. Die Pigmentschicht scheint freies Pigment zu enthalten; es bildet eine mächtige Lage, auf welcher die Stäbchen ruhen.

4. Die Zellenschicht besteht aus runden oder länglichen Körnern, mit dicht anliegender Membran; sie haben eine körnige Circumferenz und einen homogenen Inhalt.

5. Das Balkennetz bildet ein zierliches Netzwerk, von dem viele gestreckte Fasern ausgehen, welche sich an der Grenze der Retina externa über der vorerwähnten Zellenschicht zu einer netzförmig durchbrochenen Grenzmembran vereinigen.

An vielen Stellen sind die Balken hohl und setzen sich in Röhren fort. Viele davon gehen, radiär verlaufend, an die Grenzmembran, verbreiten sich hier, anastomosiren unter einander und bilden so diese Membran selbst.

Nach aussen bilden sie eine membranöse durchlöcherte Substanz, welche zum Durchtritt der Nerven bald grössere, bald kleinere Löcher enthält. Mit den Blutgefässen hängt das Reticulum und seine Röhren nicht zusammen.

6. Das Nervenstratum ist in der Mitte am stärksten und wird gegen die Peripherie zu stets schwächer, die Nerven gehen schräg in das Balkennetz hinein und vertheilen sich hier aufs feinste.

7. Die Hüllhaut ist eine dünne bindegewebige Membran, welche locker der Knorpelhaut aufliegt; sie kann als Membrana limitans betrachtet werden.

Soweit Hensen.

Fassen wir nun die Bedeutung der einzelnen Gebilde des Cephalopodenauges nach seinen Ansichten in kurzen Worten zusammen, so bedeutet seine Augenkapsel die Sclera, deren vordere durchsichtige Partie die Cornea. Die Iris ist jene zweilappige deckelartige Klappe, die unter oder hinter seiner Cornea liegt und mit seinen Argenteis und der Kapselhaut kontinuirlich zusammenhängt.

Als Chorioidea müssen nach der Hensen'schen Deutung der übrigen Gebilde nur seine als „Häute des Bulbus" angeführten Membranen, nämlich die Knorpelhaut mit den beiden Argenteis angenommen werden.

Hensen selbst gebraucht zwar für diese Häute in seinem Werke nirgends den Namen Chorioidea, wie er sich auch überhaupt gegen eine Homologisirung der Gebilde des Cephalopodenauges mit jenem des Wirbelthierauges wiederholt verwahrt.

Trotzdem könnten sie nicht anders aufgefasst werden, da sie, zwischen der Retina und Sclera liegend, unmittelbar mit der Iris zusammenhängen, oder besser gesagt, kontinuirlich in dieselbe übergehen und mit ihr dieselbe Struktur besitzen. In diesem Sinne lauten auch die meisten Citate aus der Hensen'schen Arbeit, so z. B. Bronn (Klassen und Ordnungen des Thierreiches. III. B. 2. Abtheil. p. 1376) etc. Das Corpus ciliare darf nach Hensen nicht mit jenem der Wirbelthiere verglichen werden, da es die als Corona ciliaris bezeichneten Falten nicht besitzt; es ist ein Corpus epitheliale. Die Retina besteht aus zwei Hauptabtheilungen der R. interna und R. externa. Die übrigen Organe haben für die vorliegende Arbeit weniger Interesse, wesshalb ich sie übergehe.

Ueber die meisten Gebilde des Cephalopodenauges stimmen fast alle übrigen Autoren mit den Hensen'schen Ansichten überein, nicht so über Cornea und Sclera.

Bereits Cuvier (Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques 1817) betrachtete die Hensen'sche Cornea als verwachsene durchsichtige Augenlider, ähnlich wie bei den Schlangen und bezeichnet den visceralen Theil der Hensen'schen Augenkapsel (Sclera) als Conjunctiva. Die Existenz einer

Cornea wurde von Cuvier negirt. Diese Couvier'sche Ansicht theilten Joh. Müller, Siebold u. a.

Leuckart in seiner Organologie des Auges (Handbuch f. Augenkeilkunde v. Graefe und Saemisch. II. Band 1. Heft) vergleicht die Hensen'sche Augenkapsel mit der Conjunctivaltasche des Wirbelthierauges, nur dass sie weiter ist und mehr in die Tiefe greift.

Die Argentea externa ist der Conjunctiva bulbi vergleichbar.

Die Knorpelhaut Hensen's wird dann Sclera, oder Sclera-knorpel benannt.

Im übrigen stimmt Leuckart mit Hensen überein, namentlich was die Iris anbelangt, wodurch er wieder in die Paradoxie verfällt, dass die Iris kontinuirlich in die Sclera übergeht und mit ihr nahezu dieselbe Struktur besitzt. Aehnlich wie Leuckart betrachtet auch schon Krohn die Knorpelhaut als Sclera, behält jedoch die herkömmliche Iris bei, wodurch er in dieselbe Inconsequenz verfällt, eine direkte Fortsetzung der Sclera als Iris bezeichnen zu müssen.

Ueber die Blutgefässe des Cephalopodenauges speciell finden sich in der Literatur nur sehr wenige Angaben.

Delle Chiaje (Memorie su Cefalopedi in Memorie sulla storia e notomia degli animali zenza vertebre del regno di Napoli 1829) der über das Gefässsystem der Cephalopoden genaue Angaben gemacht und treffliche Abbildungen geliefert hat, schenkte den Gefässen des Auges wenig Aufmerksamkeit.

Dasselbe gilt von Milne Edwards in (De l'appareil circulatoire du Poulpe. Annal. des sciences naturell. III. 1845) und mehreren anderen Abhandlungen.

Auch bei Blainville (Art Poulpe und Nautile in Diction. des scienc. natur. T. 43, T. 34 1825 et 1826) finden sich nur spärliche Angaben über diesen Gegenstand, die ich füglich übergehen kann. Die verhältnissmässig ausführlichsten, wenngleich immer noch sehr spärlichen Angaben über die Blutgefässe des Cephalopodenauges finden wir bei Krohn (Nachträgliche Beobachtungen über das Auge der Cephalopoden in Nova acta Academiae Leopold. Carol. XIX. 1842), wesshalb ich selbe nahezu wörtlich citiren will.

Krohn sagt: Ueber dem mitten in der Retina abgelagerten Pigmente ist ein sehr feines Adernetz ausgebreitet, aus Gefässen abstammend, die gleichzeitig mit den Nervenbündeln durch die

Löcher des Siebes in die Retina eindringen. Die feineren Zweige theilen sich, indem sie sich in mehr weniger senkrechter Richtung in die Retina einsenken, in feine Reiser, durch deren Anastomosen jenes Netz entsteht, welches zur Produktion des Pigmentes in einer gewissen Beziehung steht.

Auf dem umgefalteten Theile des Ciliarkörpers befindet sich gleichfalls ein Gefässnetz, welches jedoch weitere rhomboidale Maschen bildet; diese Gefässe sind Zweige zweier, den Strahlenkranz umfassenden Kreisadern.

Die Retina ist ein Gebilde, welches die Nerven- und Gefässhaut in inniger Verschmelzung darstellt.

Die Anordnung der Blutgefässe ist folgende: Die beiden Augenschlagadern sind ansehnliche Zweige des in zwei Aeste getheilten Arterienstammes der Körperaorta. Nachdem sie durch die Augenschale zum Auge gedrungen sind, verläuft jede Arterie zum Hintergrunde des Auges, wo sie sich in zwei Stämme spaltet. Von diesen vertheilt sich der eine in den Wandungen der Augenhöhle, der weissen Masse und den Muskeln, sendet aber auch einen ansehnlichen Ast zum Bulbus, der gegen die Iris zu verläuft. Das andere Stämmchen gehört ausschliesslich dem Auge an; es theilt sich am Umkreise des Siebes in zwei Aeste, welche es bogig umfassen, und aus denen eine Menge Zweige ausstrahlen.

Nach dieser Theilung senkt sich das Stämmchen quer über das Sieb und gibt wieder 2 neue Aeste ab. Diese vier Arterienzweige sind den Ciliararterien vergleichbar. Der gegen die Iris strebende Arterienzweig ist für die letztere und den Ciliarkörper bestimmt; er zerfällt in zwei bogige, durch gegenseitige Einmündung eine Kranzarterie bildende Zweige. Aus diesem Kreisgefässe entspringen eine Menge von Zweigen, welche sich theils am Strahlenringe, theils auf der obenerwähnten Haut, wo sie die rhomboidalen Capillarmaschen bilden, vertheilen. Dem Arterienring entspricht ein venöser, jenen von aussen umfassender Circularsinus, in welchen sich die die Arterien an Weite und Zahl übertreffenden Venen ergiessen. Er kommunicirt mit zwei Venenstämmchen, welche dicht neben den Kreisarterien, das eine nach vorne, das andere ihm diametral entgegengesetzt, sich ins allgemeine Venensystem ergiessen.

Obzwar diese Schilderung der Blutgefässe des Cephalopodenauges von Krohn eine wenig eingehende ist und sehr viele Irrthümer enthält, so muss sie dennoch mit Rücksicht auf die Zeit,

in welcher sie erschienen ist, als eine vortreffliche bezeichnet werden und enthält auch manche richtige Beobachtung. Krohn hat bereits die Hauptverzweigungen der Arteria ophthalmica, wenn auch theilweise unrichtig und dann die in der Ciliargegend liegenden grossen Ringgefässe, wenigstens theilweise gekannt.

Auch seine Ansicht über die Retina, welche er als aus einer innigen Verschmelzung der eigentlichen Retina mit den Elementen der Chorioidea hervorgegangen darstellt, nähert sich der Wahrheit weit mehr, als die Ansichten der meisten übrigen Autoren über diesen Gegenstand.

Völlig irrthümlich ist jedoch die Angabe, dass sich das Gefässnetz in der Retina über dem Pigmente befinde. Mein arterielles Wundernetz der Chorioidea liegt unter dem Pigmente und kein einziges Gefässreiserchen dringt über dieses heraus in die eigentliche Retina, welche völlig gefässlos ist.

Nachdem es mir gelungen ist, mit Hülfe einer neuen Injectionsmethode die Blutgefässe des Auges der Tintenfische vollständig zu füllen, gelangte ich zunächst zu folgenden Resultaten, welche die bis jetzt gültigen Ansichten über die einzelnen Gebilde des Cephalopodenauges völlig widerlegen, und die meisten derselben in einem ganz anderen Lichte erscheinen lassen, als sie bis jetzt betrachtet worden sind.

1. Gelang es mir die eigentliche wahre Iris aufzufinden, welche bis jetzt völlig unbekannt war und welche, wie wir sehen werden, jener der Wirbelthiere durchaus homolog, jedoch in rudimentärer Entwicklung als ein schmaler Saum in der tiefen aequatorialen Linsenfurche den Vorderrand der Uvea bildet.

2. Gelang es mir nachzuweisen, dass das Corpus ciliare der Tintenfische jenem der Wirbelthiere gleichfalls homolog ist und dass dessen Corona ciliaris aus etlichen 150 gefässreichen Falten oder Ciliarfortsätzen besteht; es liegt, wie die Iris, gleichfalls zum grössten Theile in der aequatorialen Linsenfurche eingesenkt.

3. Habe ich die Chorioidea aufgefunden; sie ist identisch mit der sogenannten Retina externa der Autoren. Sie besitzt an ihrer inneren Oberfläche ein arterielles mäandrisch gewundenes Rete mirabila von unvergleichlicher Pracht (Homologon der Chorio capillaris oder Membrana Ruyschiana des Wirbelthierauges), an der Aussenfläche dagegen ein siebförmig durchlöchertes venöses Wundernetz (Homologon der Vasa vorticosa Stensoni). Beide

Wundernetze werden durch äusserst feine, senkrecht verlaufende Capillaren verbunden. Im grössten Theile wird diese Chorioidea von dem vom Ganglion opticum stammenden Nervenfasern in schiefer Richtung durchsetzt. Sie stellt eine riesige Lamina cribrosa chorioideae dar, von der nur der äusserste Rand der Membran freibleibt.

Durch diese Entdeckungen erhalten die einzelnen Gebilde des Cephalopodenauges mit zwingender Logik eine wesentlich andere Bedeutung als sie bis jetzt gang und gäbe war, und welche ich in aller Kürze etwa in folgenden Punkten zusammenfassen will.

1. Die Hensen'sche Augenkapsel oder Sclera ist meines Dafürhaltens ein Homologon der Fascia Tenoni sammt Conjunctiva. Das perietale Blatt der Kapsel entspricht der Fascie sammt dem perietalen Blatt der Conjunctiva, die Argentea externa dagegen entspricht der Conjunctiva bulbi. Sie bildet gleich der Fascia Tenoni eine Art Kapsel, in der sich der Bulbus frei bewegen kann.

Ich befinde mich in dieser Beziehung in theilweiser Uebereinstimmung mit der alten Cuvier'schen Ansicht und mehr noch mit der Leuckart'schen, welcher letzterer mit richtigem Takte die betreffende Kapsel mit der Conjunctivaltasche der Wirbelthiere verglichen hat. Nur ist das parietale Blatt der Kapsel viel zu stark und mächtig um nur mit der Conjunctiva identifizirt zu werden. Als Sclera kann diese Kapsel unbedingt schon desshalb nicht aufgefasst werden, da wir weiter unten eine wahre passendere Sclera kennen lernen werden.

2. Die Hensen'sche Cornea nenne ich Pseudocornea. Sie lässt sich mit leichter Mühe ohne Gewaltanwendung in zwei Blätter spalten, von denen das äussere stärkere kontinuirlich in die Cutis übergeht, während das innere schwächere der Conjunctiva parietalis angehört. Ich befinde mich auch in Beziehung auf dieses Organ in theilweiser Uebereinstimmung mit Cuvier und seinen Nachfolgern, indem sich diese Pseudocornea leicht jener der Schlangen vergleichen lässt, wie dies bereits von Cuvier geschehen ist, nur weiche ich von der Cuvier'schen Ansicht darin bedeutend ab, dass Cuvier das Vorhandensein einer Cornea bei den Cephalopoden überhaupt läugnet, während ich mich für berechtigt halte, das, was Cuvier und alle seine Nachfolger bis auf den heutigen Tag im Cephalopodenauge als Iris bezeichnet haben, für ein Homologon der Cornea zu erklären.

3. Was **Hensen** unter der Aufschrift „Häute des Bulbus" zusammenfasst und das seiner Auffassungsweise gemäss als Chorioidea gedeutet werden muss, ist der **Sclera** des Wirbelthierauges homolog.

Die Knorpelhaut, welche die Hauptsache dieser Membran ausmacht, ist nach innen und aussen von lockerem fibrillären Bindegewebe bedeckt, theilweise durch dieses ersetzt und zeigt somit ein ähnliches Verhalten wie wir es bei den ungeschwänzten Lurchen wiederfinden.

Die ziemlich gefässreiche Argentea externa entspricht der Conjunctiva sclerae. Die Argentea interna bildet mit dem ihr anhaftenden Bindegewebe die äussere Bekleidung der Knorpelhaut, während dieselbe nach innen von einer äusserst zarten bindegewebigen Schicht bekleidet wird, welche als Membrana suprachorioidea (Lamina fusca der Autoren) bezeichnet werden kann.

In ihren hinteren Partieen erscheint die Sclera in einer langen zungenförmigen horizontal verlaufenden Stelle siebförmig durchbrochen, um daselbst den vom Ganglion opticum kommenden Nervenfasern den Eintritt in's Innere des Bulbus zu gestatten. Mit anderen Worten „die Lamina cribrosa sclerae hat bei den Cephalopoden, dem mächtigen Ganglion opticum entsprechend, eine verhältnissmässig colossale Ausdehnung." Schon die Anwesenheit der mächtigen Knorpelhaut, sowie die relative Armuth an Blutgefässen liess die Bezeichnung dieser Membran als Chorioidea sehr unwahrscheinlich erscheinen. Nachdem ich jedoch, wie wir weiter sehen werden, die Chorioidea anderwärts zweifellos nachgewiesen habe, kann diese der Chorioidea unmittelbar aufliegende, vermittelst ihrer Festigkeit den Bulbus schützende und ihre Form bestimmende Membran nicht anders als Sclera aufgefasst werden.

Nebenbei sei hier bemerkt, dass sich der ganze, eigentlich von der Sclera umschlossene Bulbus der Tintenfische, nachdem man den Conjunctivalsack mittelst eines Circularschnittes geöffnet hat, mit leichter Mühe als ein Ganzes herauspräpariren lässt.

4. Was **Hensen** in Uebereinstimmung mit allen übrigen Autoren als **Iris** bezeichnet, nenne ich **Cornealklappe** und erkläre es als ein Homologon der Cornea, wozu mich nahezu dieselben Gründe, die ich bei der vorigen Membran angeführt habe, mit logischer Consequenz zwingen.

Diese Cornealklappe ist ein sehr derbes festes, aus lockig welligem festem Bindegewebe bestehendes und einen eigenen

Knorpel besitzendes Gebilde, das mit keiner Iris irgend welchen Thieres auch nur die geringste Aehnlichkeit besitzt. Dagegen bildet diese Klappe den vordersten Abschnitt der vorigen, von mir als Sclera angesprochenen Membran, deren Elemente unmittelbar in einander übergehen und mit der sie dieselbe Festigkeit und Textur besitzt, und kann somit nur als Homologon der Cornea bezeichnet werden und dies umsomehr, als eine wahre Iris anderweitig von mir nachgewiesen wurde.

5. Was ich Iris nenne, war bis jetzt unbekannt und findet somit bei keinem Autor Erwähnung. Sie bildet wie bereits erwähnt, einen zarten schmalen blutgefässreichen Saum in der Linsenfurche als äusserster Rand meiner Uvea.

6. Desgleichen ist das Corpus ciliare wie ich es beschreibe, noch nicht bekannt gewesen; es besteht aus zwei Abtheilungen: dem Strahlenkranze oder der Corona ciliaris, und der zwischen dieser und der Grenze der Chorioidea liegenden flachen Zona ciliaris.

7. Was Hensen und nach ihm die meisten Autoren Retina externa oder Stratum conjunctivum nennen, ist bei mir die von Nervenfasern durchsetzte Chorioidea, welche wie bereits erwähnt, ein arterielles und venöses Wundernetz besitzt, als Homologa der Choriocapillaris und der Vasa vorticosa, und welche ihrer grössten Ausdehnung nach eine colossale Lamina cribrosa chorioidalis darstellt.

8. Hensen's Retina interna oder Stratum epitheliale Retinae nenne ich Retina schlechtweg, weil, wie aus dem ganzen ersichtlich, eine Spaltung der Retina in zwei Abtheilungen unthunlich ist.

Nachdem ich hiemit in aller Kürze die wichtigsten Resultate meiner Forschungen über die Bedeutung der einzelnen Organe des Cephalopodenauges angegeben habe, gehe ich zur Schilderung der Blutgefässe desselben im Zusammenhange über und zwar wähle ich hiezu das Auge von Sepia officinalis von mittlerer Grösse, etwa 8 — 10 Zoll Körperlänge. Auch werde ich die einzelnen Organe von nun an nur nach meiner neuen Deutung bezeichnen, ohne, um beständige Wiederholungen zu vermeiden, auf die irrthümliche, wie sie vor der meinen gang und gäbe war, weiter Rücksicht zu nehmen.

Da ich in der vorliegenden Arbeit nur die Blutgefässe des eigentlichen Bulbus schildern wollte, so mache ich von den Blut-

gefässen des Ganglion opticum, das eigentlich nicht zum Bulbus gehört, vorläufig keine Erwähnung.

Von den beiden Arterienstämmen, in welche die Körperaorta in der Gegend des Kopfknorpels zerfällt und welche Carotiden genannt werden könnten, entspringt von je einer eine mächtige Arteria ophthalmica für je ein Auge.

Die Arteria ophthalmica streicht in der Bucht zwischen beiden Anschwellungen des Ganglion opticum zur Sclera, begibt sich zur Dorsalwand derselben, ein wenig nach rückwärts zu, und zerfällt, am Aequator der Sclera angelangt, in drei Zweige.

Der erste Zweig, oder die Fortsetzung des Hauptstammes, streicht an der Aussenwand der Sclera gradlinig fort bis zur Regio ciliaris; ich nenne sie Arteria ciliaris postica longa und wir werden ihren Verlauf später wieder aufnehmen.

Die beiden anderen Stämme streichen kranzförmig längs des Aequators der Sclera; ich nenne sie Arteriae coronariae sclerae, die eine nach vorne, die andere nach rückwärts. A. c. s. anterior und posterior.

Die Arteria coronaria anterior gibt, nachdem sie die Innenfläche der Sclera erreicht hat, ihren mächtigsten Zweig zur hinteren Fläche der Sclera ab, welcher zurücklaufend von Innen nach Aussen längs der zungenförmigen Lamina cribrosa sclerae verläuft und den ich Arteria ciliaris postica brevis nenne.

Weiter gibt die Arteria coronaria anterior Zweige ab zur Conjunctiva sclerae und parietalis löst sich schliesslich im sogenannten weissen Körper in feine Zweige auf.

Die um vieles stärkere Arteria coronaria posterior versieht nur die Conjunctiva sclerae, dann das parietale Blatt der Conjunctiva und den weissen Körper. Ausserdem geben beide Coronariae einige Zweige für die betreffenden Muskeln ab.

Die Arteria ciliaris postica brevis zerfällt während ihres Verlaufes längs der Aussenfläche der Lamina cribrosa sclerae in 12—15 Stämmchen, welche ich Arteriolae ciliares posticae breves nenne.

Diese Arteriolae ciliares posticae breves dringen durch die Lamina cribrosa sclerae in die Chorioidea, um sich in derselben baumförmig zu verästeln.

(Auf Tafel XIII in der unteren Partie ist eine Arteriola ciliaris postica brevis sammt ihren Ramifikationen dargestellt.)

Die Zweige dieser Arteriole c. p. brevis dringen, je feiner sie werden, stets weiter und weiter gegen die innere Oberfläche der Chorioidea vor. Nachdem ihre feineren und feinsten Zweigchen an der inneren Oberfläche der Chorioidea angelangt sind, bilden sie daselbst ein arterielles ungemein zierlich mäandrisch gewundenes Wundernetz von unvergleichlicher Schönheit und Pracht, welches als Homologon der Choriocapillares oder Membrana Ruyschiana bei den Wirbelthieren aufgefasst werden muss. Mir ist kein einziges Thier bekannt, bei dem sich ein Gefässnetz von so wunderbarer Zierlichkeit und Pracht vorfände.

Auf Tafel XIII ist ein Theil dieses Wundernetzes abgebildet.

Aus diesem arteriellen Wundernetze entwickeln sich zahllose äusserst feine Capillaren, welche zu einander parallel die Chorioidea senkrecht nach rückwärts oder aussen durchsetzen, um an der äusseren Fläche derselben in ein dichtes venöses Wundernetz einzumünden.

Aus dem venösen Wundernetze entwickeln sich gegen die lamina crebrosa sclerae zu zahlreiche Venenstämmchen, 120—150 an der Zahl, die ich Venulae ciliares posticae breves nenne und welche durch die Lamina cribrosa sclerae zur Aussenfläche der Sclera dringen und sich hier zur Vena ciliaris postica brevis vereinigen, welche das Blut zur Vena ophthalmica zurückführt.

Auf Tafel XIII in der untern Hälfte ist im rechten Drittheil das arterielle Wundernetz für sich allein roth dargestellt, im linken Drittheil der Tafel das venöse Wundernetz für sich allein blau, im mittleren Drittheil decken sich beide so wie sie an natürlichen Präparaten erscheinen. An der Grenzlinie zwischen dem arteriellen und venösen Wundernetz sind die die Chorioidea durchsetzenden Capillaren in schiefer Richtung als parallele Fäden angedeutet.

Einzelne Aeste der Arteriolae ciliares poesticae breves lösen sich nicht vollständig in das arterielle Wundernetz auf, sondern erreichen 20—25 an der Zahl, die Chorioidalgrenze, um hier mit den später zu erwähnenden, von der Arteria ciliaris postica longa stammenden Arteriis recurrentibus zu anastomosiren und so eine Communication der vorderen und hinteren Blutbahnen des Cephalopodenauges herzustellen.

Das venöse Wundernetz ist offenbar ein Homologon der Vasa vorticosa des Auges der Vertebraten.

Die Arteria ciliaris postica longa verläuft wie wir bereits

erwähnt haben, von der gleichnamigen Vene begleitet, an der Dorsalseite des Bulbus längs der äussern Wand der Sclera bis zur Regio ciliaris, woselbst sie die Sclera in schiefer Richtung durchbohrt, um sich an der inneren Oberfläche derselben in zwei gleichstarke Aeste zu spalten, welche nach kranzförmigem Verlaufe auf der gegenüberliegenden Seite der Sclera durch Anastomosen zusammenhängen, und so einen mächtigen, völlig geschlossenen Circulus arteriosus ciliaris bilden.

Auf Tafel XII ist der ganze Circulus arteriosus ciliaris, sammt dem vordersten Theil der Arteria ciliaris postico longa dargestellt. Auf Tafel XIII nur ein Sector desselben.

Zu beiden Seiten des Circulus arteriosus ciliaris verläuft je ein mächtiges völlig geschlossenes venöses Ringgefäss, die ich Circulus venosus ciliaris internus und externus nenne, zwischen welchen der Circulus arteriosus gleichsam eingebettet erscheint.

Beide Circuli venosi anastomosiren an vielen Stellen, etwa 30—40 an der Zahl, durch mehr oder weniger breite Commissuren mitsammen, und aus dem Circulus venosus ciliaris posterior oder externus entwickelt sich an der Bifurcationsstelle der Arteria ciliaris postica longa eine mächtige Vena ciliaris postica longa, welche die erstgenannte Arterie längs des bereits schon früher beschriebenen Verlaufes begleitet, um sich dann in die Vena ophthalmica zu ergiessen.

Auf Tafel XII sind beide Circuli Venosi ciliares sammt dem Anfangstheile der Vena ciliaris postica longa abgebildet. Auf Tafel XIII nur entsprechende Sectoren derselben.

Aus dem Circulus arteriosus ciliaris entspringen folgende Arterien.

1) Arteriae comunicantes; ziemlich mächtige Arterienstämmchen, welche, 15—20 an der Zahl, ohne Aeste abzugeben zwischen den Ciliarfortsätzen nach vorne verlaufen um daselbst, an der Basis der Iris angelangt, den Circulus arteriosus iridis, auf den wir später zurückkommen werden, zu bilden. Sie bewirken somit nur eine Communication zwischen dem Circulus arteriosus ciliaris und dem Circulus arteriosis iridis, welcher letzterer ausschliesslich durch sie gespeist wird.

Auf Taf XIII sind alle Arterie communicantes, zwischen den

Ciliarfalten verlaufend, dargestellt. Auf Tafel XIII dem betreffenden Sector entsprechend nur drei derselben.

2) Arteriae processuum vel plicarum ciliarium inferiores, 30 bis 40 an der Zahl, verlaufen sich candelaberartig verästelnd und vielfach untereinander anastomosirend zur Basis der Ciliarfortsätze und geben in je einem Ciliarfortsatz einen Zweig ab, welcher sich in demselben nach aufwärts strebend baumförmig verästelt und ein äusserst feines, dichtes, aus langgestreckten Maschen gebildetes Capillarnetz herstellt, zu dessen Bildung jedoch auch die in jeden Ciliarfortsatz von oben eindringende und nach abwärts verlaufende, vom Circulus arteriosus iridis stammende Arteria processus ciliaris superior beiträgt, von der wir noch später reden werden.

Aus dem obenerwähnten Capillarnetze entwickeln sich in jedem Ciliarfortsatze zahlreiche Venenstämmchen, in welche unter andrem auch in je einen eine Vene aus der Iris und aus dem umliegenden nicht gefalteten Theile des Ciliarkörpers einmündet.

Aus allen diesen venösen Stämmchen sammelt sich an der Basis je eines Ciliarfortsatzes eine Vena processum vel plicarum ciliarum, welche, der Zahl der Ciliarfortsätze entsprechend (160 — 180), sich in den Circulus venosus internus ergiessen.

Ab und zu verschmelzen je zwei Venae processuum ciliarium bevor sie sich in das venöse Ringgefäss ergiessen zu einem gemeinschaftlichen Stämmchen, und zwischen je 2 Venen finden häufige Communicationen statt. Jede Arteria processuum ciliarium versieht mit ihren Endästen 3—5 Ciliarfortsätze. Auf Tafel XII sind sie sämmtlich dargestellt, auf Tafel XIII sechs derselben.

3) Arteriae plexus ciliaris annuliformis, 20—30 an der Zahl, entspringen entweder selbstständig, oder mit den später zu erwähnenden Arteriis recurrentibus in gemeinsamen Stämmchen, wenden sich dann nach vorne und verlaufen bis zur Basis der Ciliarfortsätze, woselbst sie einen ringförmigen arteriellen Plexus bilden, welcher in ein Capillarnetz mit weiten Maschen übergeht, welches abermals rücklaufend die grossen Cirkulargefässe bedeckt. Aus diesem Capillarnetze entwickeln sieh zahlreiche mehr weniger parallel verlaufende Venenstämmchen, welche sich zur Zona ciliaris begeben, um hier in die von uns als Venae ciliares stellatae bezeichneten Venen einzumünden, welche, 30—36 an der Zahl,

nachdem sie auch das venöse Blut aus der Zona ciliaris selbst erhalten haben, in den Circulus venosus externus einmünden. Auf Tafel XII ist der ganze Plexus arteriosus ciliaris annuliformis mit allen seinen Arterien die ihn speisen dargestellt, desgleichen sämmtliche 31 Venulae stellatae ciliares, die in den äusseren Venenring einmünden.

Auf Taf. XII ist nur ein Theil des Plexus annuliformis mit 4 ihn speisenden Arterien und in der Zona ciliaris sind, der Grösse des Sectors entsprechend, 5 Venae ciliaris stellatae dargestellt.

4) Arteria recurrentes verlaufen, 20—30, durch die Zona ciliaris gegen die Chorioidea zu, woselbst sie mit den früher erwähnten Endästen der Arteriolae ciliares posticae breves anastomosiren. Etwas hinter der Mitte der Zona ciliaris werden gewöhnlich je zwei Arteriae recurrentes durch eine mehr oder weniger bogig verlaufende Arteriola arcuata verbunden. Sowohl aus den arteriolis arcuatis als auch aus den Stämmen der Arteriae recurrentes selbst entspringen zahlreiche sich in der Zona ciliaris baumförmig verästelnde Arteriolae Zonulae ciliaris, welche schliesslich in der ganzen Zona ein sehr dichtes engmaschiges Capillarnetz bilden; die aus diesem Capillarnetz sich entwickelnden Venenstämmchen bilden im Verein mit den aus dem Plexus annuliformis kommenden Venen die bereits erwähnten Venae ciliares stellatae, die sich in den Circulus venosus externus ergiessen.

An der Grenze zwischen Zona ciliaris und Chorioidea gibt jede Arteria recurrens beiderseits einen Zweig ab, welche mit jenen von den benachbarten Arteriis recurrentibus kommenden Arterienzweigen meist direkt anastomosiren, und so einen schwachen Arterienkranz, den Circulus arteriosus zonae ciliaris terminalis bilden, von welchem feine Arterienstämmchen theils in die Zona ciliaris, theils in die Chorioidea eindringen.

Auf Tafel XII sind sämmtliche Arteriae recurrentes, auf Tafel XIII 4 derselben abgebildet.

5) Arteriae corneales, 5 bis 6 an der Zahl, streichen zur Cornea, die stärkste von ihnen geht zu dem dorsalen zweilappigen deckelartigen Theile der Cornealklappe, während die übrigen in dem andern ausgeschweiften Cornealsaume sich verbreiten. Sie haben einen ungemein geschlängelten Verlauf, verästeln sich baumförmig und bilden an der Innenfläche der Cornea ein

ein ziemlich dichtes Capillarnetz und am Rande derselben schlingenartige Uebergänge. Die untersten Zweige derselben bilden miteinander zahlreiche Anastomosen. Die aus dem Capillarnetze der Cornealklappe sich entwickelnden Venen, deren es zumeist noch einmal so viel gibt, als Arterien, haben einen womöglich noch geschlängelteren Verlauf und münden in den Circulus ciliaris venosus externus.

Hierbei sei noch erwähnt, dass die Aussenfläche der dorsalen deckelartigen Cornealklappe eine Arteria von der Arteria ciliaris postica longa unmittelbar vor ihrer Bifurcation erhält, während der übrige Cornealsaum an seiner Aussenfläche von Zweigen der Arterien der Conjunctiva sclerae versehen wird.

Die Cornealgefässe sind, von innen gesehen, im Centrum der Tafel XII abgebildet, auf Tafel XIII fehlen sie, weil daselbst die ganze Cornealklappe weggelassen wurde.

6) Arteriae ciliares musculares sind zumeist schwache, aber zahlreiche Stämmchen, welche sich an Muskeln verbreiten, daselbst ein ziemlich weitmaschiges langgestrecktes Capillarnetz bilden und deren entsprechende Venen sich in den Circulus venosus ciliaris externus ergiessen. Da diese Arterien von den übrigen bereits beschriebenen Gefässnetzen vollständig bedeckt werden, und auch sonst nichts besonders Interessantes darbieten, so habe ich sie nicht abgebildet, um eben die Zahl der Abbildungen nicht überflüssig zu vermehren.

Aus dem Circulus arteriosus iridis entspringen folgende Arterien:

1) Arteriolae iridis, 50—70 an der Zahl, dringen in die Iris ein, sich daselbst baumförmig verästelnd, und bilden ein Capillarnetz mit sehr ungleichen Maschen, aus welchem sich nahezu dieselbe Zahl von Venulae iridis entwickelt, welche ihrerseits in Venennetze der Corpora ciliaria einmünden; ein dem Circulus arteriosus iridis entsprechender Circulus venosus iridis existirt somit nicht.

Auf Tafel XII ist die ganze Iris, auf Tafel XIII nur ein Theil derselben mit ihren Blutgefässen abgebildet.

2) Arteriae processuum vel plicarum ciliarum superiores, die, 160—180 an Zahl, je eine in je einen Ciliarfortsatz eindringen, sich darin, der gleichnamigen unteren Arterie entgegenlautend, verästeln und schliesslich in das dichte Capillarnetz des

Ciliarkörpers auflösen. Von den Venen der Ciliarkörper haben wir bereits bei Gelegenheit der Besprechung der unteren Ciliarkörperarterien gesprochen. Auch diese Arterien erscheinen an beiden Tafeln abgebildet.

Nachdem ich im Vorangehenden den Verlauf der Blutgefässe im Auge der Sepia aufs Genaueste geschildert habe, erübrigt mir noch wenigstens auf die gröberen anatomischen Verhältnisse meiner Uvea des Cephalopodenauges etwas näher einzugehen. Mit den übrigen Organen des Cephalopodenauges will ich mich vorläufig nicht genauer befassen, da es weder im Plane der vorliegenden Arbeit gelegen ist, noch ich eine genügende Quantität hinreichend vollkommen frischen Materials besitze, wie es eine genaue histologische Untersuchung der Gewebe nothwendig machen würde.

An der Uvea des Auges der Sepien lassen sich, wie ein Blick auf die Tafel XIII sofort zeigt, ungezwungen 5 Hauptabtheilungen unterscheiden:

1) Die eigentliche Chorioidea, welche den grössten Theil der Uvea darstellt und den ganzen Augengrund continuirlich auskleidet. Tafel XIII e.

2) Die Zona ciliaris, oder der Arbiculus ciliaris, der von der eigentlichen Chorioidea durch den Circulus arteriosus zonae ciliaris terminal. getrennt und bis zu den grossen Ringgefässen reicht. Tafel XIII d.

3) Der Gürtel der grossen Ringgefässe. Tafel XIII c.

4) Die Corona ciliaris, oder das Corpus ciliare im engeren Sinne, zwischen den grossen Ringgefässen und dem Circulus arteriosus iridis gelegen. Tafel XIII b.

5) Die Iris, als schmaler Saum oberhalb des Circulus arteriosus iridis.

Als Unterabtheilungen müssen noch erwähnt werden: Der Circulus arteriosus ciliaris annuliformis, den die Arterie unmittelbar oberhalb der grossen Ringgefässe bildet, und endlich das Septum lentis, welches als äusserst feine strukturlose Membran die beiden Linsenhälften von einander trennt, jedoch continuirlich in das Stroma der Uvea übergeht.

1) Die Chorioidea (Retina externa der Autoren) ist am hinteren Pol des Augapfels in der Gegend der Lamina cribrosa sclerae am stärksten und nimmt gegen den Orbiculus ciliaris zu allmählich an Stärke ab.

Um ihre Struktur in Kürze nur mit wenigen Worten zu schildern, kann man sagen, sie besitzt eine bindegewebige Grundsubstanz, welche von zahlreichen, vom Ganglion opticum durch die Lamina cribrosa sclerae in sie eindringenden und zur Retina streichenden Nervenfasern zumeist in schiefer Richtung durchsetzt wird; an ihrer inneren Oberfläche besitzt sie ein arterielles, an ihrer äusseren Fläche ein venöses Wundernetz; beide Wundernetze werden durch äusserst feine, das Stroma derselben senkrecht durchsetzende, zu einander parallele Capillaren verbunden; und in ihrem Stroma verlaufen die grösseren Arterienstämme, bevor sie die innere Oberfläche erreichen, und sich in das betreffende Wundernetz auflösen.

Wollte man schon um jeden Preis in der Chorioidea Schichten unterscheiden, so könnte ich, abgesehen von der lockeren bindegewebigen Membran, die die Chorioidea mit der Sclera verbindet, und als Suprachorioidea bezeichnet werden kann (Hensen's Hüllhaut der Retina), naturgemäss nur drei Schichten annehmen: Eine innere arterielle Gefässschicht, eine äussere venöse Gefässschicht und das von Nervenfasern, Capillaren und grösseren Arterien durchsetzte Stroma. Eine eigene Nervenschicht zu unterscheiden, wie es Hensen bei seiner Retina externa thut, finde ich nicht plausibel; denn, wenngleich die Nervenfasern am hinteren Pole in der Gegend der lamina cribrosa sclerae am dichtesten gedrängt sind und gegen die Peripherie allmählich an Häufigkeit abnehmen, so lässt sich darin doch keine bestimmte Grenze unterscheiden, da natürlich die Chorioidea von den Nervenfasern, wenn sie zur Retina gelangen sollen, ihrer ganzen Dicke nach durchsetzt werden muss.

Das Hensen'sche Balkennetz muss ich leider völlig negiren. Ein zierliches Netzwerk von Balken und hohlen Röhren, welches nach Hensen seine Retina externa durchsetzen und sich an der Innenfläche derselben zu einer netzförmig durchbrochenen Grenzmembran vereinigen soll, konnte ich nirgends auffinden, und es unterliegt für mich gar keinem Zweifel, dass die Hensen'schen Balken und Röhren Blutgefässe sind, und seine siebförmig durchbrochene Grenzmembran nichts anderes, als mein arterielles Wunder-

netz. Seine an der Aussenfläche sich befinden sollende membranöse durchlöcherte Substanz dürfte meinem venösen Wundernetze entsprechen. Weiter auf die feinere Struktur der Chorioidea einzugehen, namentlich die Bedeutung der zahlreichen zelligen Elemente, die im Stroma derselben sich vorfinden, zu ergründen, ist mir für den Augenblick wenigstens nicht möglich, weil mir eben hinreichend frisches Material mangelt. Sobald es mir gelingen wird, mir dieses zu verschaffen, werde ich auf diesen Gegenstand noch einmal zurückkommen.

Vergleicht man die Chorioidea des Cephalopodenauges mit jener der Wirbelthiere, so zeigt sich, dass sie ihr im Grossen und Ganzen homolog gebildet erscheint.

Mein prachtvolles mäandrisch gewundenes Wundernetz entspricht der Choriocapillaris oder Membrana Ruyschiana. Meine venösen Wundernetze entsprechen den Vasa corticosa Stensoni.

Die dichten äusserst zarten Capillaren, die beide Netze verbinden, haben allerdings kein Homologon.

Im hohen Grade abweichend erscheinen die Chorioidea des Cephalopodenauges wesentlich dadurch, dass sie die nervösen Elemente in so weitem Umfang durchsetzen, so zwar, dass ihr grösster Theil so zu sagen eine riesige Lamina cribrosa chorioidalis darstellt.

Die stärksten in die Chorioidea eintretenden Arterienstämmchen, die Arteriolae ciliares posticae breves, sind von 0,10 mm, die Arterien des arteriellen Wundernetzes 0,013 mm, die Capillaren 0,005 mm, die mittlere Stärke der Venen des Wundernetzes ist 0,210 mm.

2) Die Zona ciliaris oder der Orbiculus ciliaris (Taf. XIII d) ist die unmittelbare Fortsetzung der Chorioidea, von der sie durch den Circulus arteriosus zonae ciliaris terminalis getrennt wird.

Sie bildet einen 2,0 bis 2,5 mm breiten ringförmigen Saum zwischen der ebenerwähnten Grenzarterie und den grossen Ringgefässen.

Ihr Stroma, welches continuirlich in jenes der Chorioidea übergeht, gleicht demjenigen der Randtheile der letztgenannten Membran, wo sie von keinen Nervenfasern mehr durchsetzt wird, vollständig, nur ist es bedeutend schwächer.

Die ganze Zona ist sehr zart und erhält durch die Venulae stelatae und Arteriae recurrentes und arcuatae, nebst dem sie

deckenden feinen Capillarnetze, ein ungemein zierliches Aussehen. Das Pigment, welches sie bedeckt, ist ziemlich spärlich und mit ihr so lose verbunden, dass es durch die leiseste Bewegung unter Wasser sofort von selbst abgespült wird, während es in den Randtheilen der Chorioidea gleich hinter der Grenzarterie sehr fest haftet, so, dass auch hierdurch die Grenze zwischen Chorioidea und Zona scharf markirt erscheint.

Die Zona ciliaris entspricht dem ungefalteten Theile des Corpus ciliare des Wirbelthierauges, da sie jedoch im Auge der Cephalopoden eine augenfällige Selbstständigkeit besitzt, und von der Corona ciliaris oder dem gefalteten Theile des Ciliarkörpers durch den Gürtel der mächtigen Ringgefässe völlig geschieden ist, so habe ich Anstand genommen, beide Gebilde unter einem Namen zusammenzufassen und zu beschreiben, und glaube durch diese anatomische Differenzirung beider Gebilde zu diesem Vorgange berechtigt zu sein, umsomehr als derselben Vorgang beim Wirbelthierauge durch Henle und andere hervorragende Autoren mit weit weniger zwingender Nothwendigkeit befolgt worden ist.

3) Nach innen zu von der Zona ciliaris, unmittelbar am Gürtel der grossen Ringgefässe, bildet das Stroma der Uvea eine Duplicatur, welche die betreffenden Ringgefässe an der vorderen Fläche bedeckt und theilweise überragt, und sich so ziemlich an den Linsenrand der hinteren Linsenabtheilung anlegt.

In diese Duplicatur treten 20—30 Arterien, zumeist von den A. recurrentibus abstammend, und sich rückläufig nach vorne und innen wendend, und bilden am Rande derselben einen arteriellen Plexus, den ich Plexus arteriosus ciliaris annuliformis genannt habe.

Ich finde für dieses Gebilde kein Homologon im Wirbelthierauge, da es sich jedoch unmittelbar an die Linse anlegt und höchst wahrscheinlich mit den Ernährungsverhältnissen derselben in genauer Beziehung steht, so dürfte man vielleicht an einen, wenn auch sehr hinkenden Vergleich mit der foetalen Arteria capsularis lentis denken.

4) Die Ringgefässe, Tafel XII c, Taf. XIII, erlangen im Auge der Cephalopoden eine Mächtigkeit, wie sie sonst bei keinem Thiere gefunden wird.

Der Circulus arteriosus erscheint zwischen den beiden Circulis venosis gleichsam eingebettet. Ueber die von diesen Ringgefässen

ausgehenden und in sie einmündenden Blutgefässe habe ich bereits früher gesprochen.

5) Die Corona ciliaris (Taf. XIII b) oder das eigentliche gefaltete Corpus ciliare liegt zwischen den ebenerwähnten grossen Ringgefässen und dem Circulus arteriosus iridis.

Sie bildet einen 1,5 bis 2,0 mm breiten kreisförmigen Gürtel, der einer dichtgedrängten kranzförmig angeordneten Reihe von Pyramidenpappeln nicht unähnlich sieht.

Das Stroma der Uvea ist hier wieder bedeutend stärker und erreicht besonders in den Falten eine mächtigere Entwicklung.

Jeder einzelne Ciliarfortsatz erhält, wie schon früher erwähnt wurde, von oben und unten je eine Arterie, von denen die obere aus dem Circulus arteriosus iridis, die untere aus dem Circulus arteriosus ciliaris abstammt, und aus jedem Ciliarfortsatz ergiesst sich eine Vene in den Circulus ciliaris venosus internus.

Die zarten Verbindungsmembranen zwischen je zwei Fortsätzen oder Falten erscheinen von einem äusserst feinen Capillarnetze durchzogen. An den Ciliarfortsätzen haftet das Pigment wieder viel inniger als es bei der Zona ciliaris der Fall war.

6. Die Iris (Taf. XIII a) bildet als unmittelbare Fortsetzung der Corona ciliaris einen ungemein schmalen ringförmigen Saum von 0,50 bis 0,80 Breite, in dem ich ausser dem Stroma nur die Blutgefässe unterscheiden konnte.

Die Arterien, 50 — 70 an der Zahl, stammen von dem an der Basis der Iris liegenden Circulus arteriosus iridis, die Venen von nahezu gleicher Anzahl münden in die Venen der Ciliarfortsätze. Muskeln konnte ich in der Iris nicht nachweisen; es lässt sich auch wohl begreifen, dass bei einem, in so rudimentärer Weise entwickelten Organe an eine photometrische Funktion wohl nicht gedacht werden kann.

Corona ciliaris und Iris liegen in der tiefen Ringfurche eingesenkt, welche beide Linsenhälften von einander trennt.

Das Stroma der Uvea setzt sich über den Rand der Iris hinaus fort, wird zu einem feinen gefässlosen strukturlosen Häutchen, welches als Linsenseptum die beiden Linsenabtheilungen von einander scheidet.

Zum Schlusse will ich noch mit wenigen Worten die von mir befolgte Präparationsmethode erwähnen. Es ist selbstverständlich, dass, wenn man dies äusserst complicirte Gefässsystem,

namentlich der Uvea des Cephalopodenauges erforschen will, eine vollständige nicht nur auf die Arterien, sondern auch auf die Capillaren und Venen sich erstreckende Injection mit einer diaphanen Masse vorausgehen muss. Dies ist nun kein leichtes Ding und verlangt eine lange Erfahrung und Routine in der Injectionstechnik. Injectionen von der Körperaorta aus, welche verhältnissmässig leicht aufzufinden und zu deren regelrechter Unterbindung nur wenig Uebung vonnöthen ist, führen nicht zum Zwecke. Auf diesem Wege sind nicht einmal brauchbare, geschweige denn ausgezeichnete Präparate der Uvea zu erlangen. Es füllt sich nämlich gleichzeitig der grösste Theil der Blutbahnen des ganzen Körpers und es kommt an anderen Stellen, wenn ja die Körperaorta selbst den bedeutenden Druck auf ihre Wandungen aushalten sollte, der vonnöthen ist, um die Masse in die Capillaren des Auges zu treiben, zu Extravasaten, welche ein weiteres Vordringen der Masse in das Capillarsystem unmöglich machen. Man kann auf diesem Wege viel Material und Zeit verschleudern und kommt nicht zum gewünschten Ziele und verliert über die beständigen Misserfolge gewöhnlich die Geduld.

Erst nachdem ich begonnen habe das Auge der Sepien mit Hülfe meiner eigenen neuen Injectionsmethode von der Arteria oder Vena ophthalmica aus zu injiciren, erzielte ich bald brauchbare, später prachtvolle Präparate. Injicirt man das Auge für sich allein von der Arteria ophthalmica aus, so gelingt die Injection bei einiger Geschicklichkeit und Vorsicht, und man bekommt es, wenn man in der Injectionstechnik erfahren ist, bald heraus, wie hoch man den Druck steigern darf, um die Capillaren völlig zu füllen ohne stellenweise Extravasate zu bekommen. Dass das Aufsuchen der Arteria ophthalmica das Einführen der Canüle und Unterbinden derselben ein hartes Stück Arbeit ist und oft misslingt, versteht sich von selbst.

Ist die Injection gelungen, so nehme ich wenige Stunden später die weitere Präparation des Auges vor. Den ersten Schnitt führe ich auf der Dorsalseite des Kopfes in der Medianlinie und trenne daselbst die Cutis mit Hülfe eines kleinen Scalpelles bis ins subcutane Zellgewebe. Von diesem Medianschnitte aus führe ich zwei halbbogenförmige Schnitte nach vorne und abwärts und nach hinten und abwärts, durch welche die Regio orbitalis umkreist wird. Hierauf wird die Cutis von dem Medianschnitt aus

auf etwa 3—4 mm weit mit Hülfe von Messer oder Scheere vom subcutanen Bindegewebe lospräparirt. Ist dies geschehen so fasse ich diesen lospräparirten Saum der Cutis mit einer starken Sperrpincette oder auch mit den Fingern und löse durch einfachen Zug die weitere Cutis von der Conjunctiva parietalis ab; dies gelingt gewöhnlich mit leichter Mühe ohne Anwendung von viel Gewalt und auch die Pseudocornea spaltet sich bei dieser Procedur in zwei Platten, von denen die eine mit der Cutis abgezogen wird, während die andere, etwas schwächer, an der Sclera zurückbleibt.

Unterhalb des Randes der Pseudocornea ist die Verwachsung der Cutis mit der Conjunctiva parietalis gewöhnlich eine innigere und man muss etwas mit dem Messer nachhelfen, wenn man sie völlig lostrennen will. Dies ist jedoch nicht nöthig; ich pflege, nachdem die Cutis bis unter die Pseudocornea abpräparirt und die Conjunctiva parietalis in ihrem ganzen Umfange blosliegt, die erstere einfach nach aussen umzuschlagen, wodurch sie der weiteren Präparation nicht hinderlich ist. Ist die Injektion gelungen, so sieht man schon in der Cutis einzelne gefüllte Blutgefässe und ein weitmaschiges Capillarnetz, welches sich bis zum Rande der Pseudocornea erstreckt. Ist das Parietalblatt der Conjunctiva blosgelegt, so sieht man in demselben bereits einige longitudinal gegen den Rand der Pseudocornea verlaufende Gefässstämme, gewöhnlich 3 — 4 an der Zahl durchscheinen, welche namentlich in den vorderen Partieen dieser Membran ein dichtes Capillarnetz bildet, welches bis dicht an den Rand der Pseudocornea reicht. Das stärkste Längsgefäss des Parietalblatts des Conjunctivalsackes liegt unmittelbar über jener Stelle, wo sich in der darunterliegenden Sclera die Arteria ciliaris postica longa befindet. Alle diese Gefässe stammen aus den beiden Arteriis coronariis, sind somit Zweige der Arteria ophthalmica.

Um nun die Präparation weiter zu führen, führe ich einen halbkreisförmigen Schnitt durch das Parietalblatt des Conjunctivalsackes knapp an der Grenze des Orbitalknorpels, jedoch mit Vorsicht um die darunterliegende Sclera nicht zu verletzen.

Ist dies geschehen, so schlage auf das Parietalblatt des Conjunctivalsackes als lospräparirten Lappen, ohne ihn völlig abzutrennen, gleichfalls nach aussen, wie ich es mit dem Cutislappen gethan habe, und hiemit ist der eigentliche Bulbus blosgelegt, an dem sofort an der Aussenfläche der Sclera, an der Dorsalseite

desselben die parallel nebenan verlaufenden mächtigen Arteria und Vena ciliaris postica longa auffallen, welche, nachdem sie einen Ast zum dorsalen Deckel der Cornualklappe abgegeben haben, in der Regia ciliaris wieder verschwinden, indem sie daselbst den Sclera durchbohren und in das Innere des Bulbus gelangen. Die ganze Conjunctiva sclerae erscheint bei gut gelungener Injektion von Blutgefässstämmchen durchsetzt, welche zumeist aus den Coronariis, weniger aus der Arteria ciliaris postica longa selbst ihren Ursprung nehmen, und die ganze Conjunctiva bulbi mit einem ziemlich dichten Capillarnetz bedecken. Ausser der bereits erwähnten Arterie des Deckels treten ihre Endäste zu den übrigen Theilen des Cornealstammes, daselbst ein ähnliches Capillarnetz bildend. Nachdem auf diese Weise die Bulbuskapsel durch die vorangegangenen Manipulationen blossgelegt ist, beginne ich die Hinterfläche derselben langsam und vorsichtig von dem dahinterliegenden weissen Körper und Ganglion opticum abzupräpariren. Ich beginne dicht am Kopfknorpel genau dort, wo die Arteria und Vena ciliaris postica longa aus der Tiefe zum Vorschein kommen, und präparire längs derselben gegen den hintern Pol der Sclera zu, was mit einiger Vorsicht leicht gelingt, und wobei die längs des Hinterrandes verlaufende Arteriae coronariae, sowie die längs der zungenförmigen langgestreckten Lamina cribrosa sclerae verlaufende Arteria ciliaris postica brevis zum Vorschein kommen. Endlich, wenn man mit der Präparation weiter nach abwärts gegen die Ventralseite zu vorschreitet, wird die ganze Bulbuscapsel ohne Continuitätstrennung von der Scleralkapsel rings umschlossen als sphaeroider Körper dem Bulbus der Wirbelthiere völlig homolog von den daruntergelegenen oben erwähnten Gebilden völlig abgetrennt, wobei gewöhnlich an der Lamina cribrosa einzelne abgerissene Nervenstränge des Ganglion opticum hängen bleiben.

Den auf diese Weise als ein ringsgeschlossenes Ganze isolirten Bulbus bringe ich nun in eine Wasserschale und führe unter Wasser mit einer feinen Louis'chen Scheere im Aequator desselben einen kreisförmigen Schnitt aus, wodurch der Bulbus in eine vordere und hintere Hälfte zerfällt. Ist dies geschehen, so dringt das Pigment von selbst ins Wasser und bildet eine dichte wolkige Trübung. Auch die Hyaloidea pflegt, selbst bei vorsichtiger Oeffnung durch den eindringenden Wasserstrom von selbst herausgespült zu werden und schwimmt dann als ein feines struktur-

loses Häutchen im Wasser. Nur am Linsenrande pflegen gewöhnlich einzelne Fetzen derselben hängen zu bleiben.

Auch die Retina selbst löst sich durch den Wasserstrom gleichzeitig mit dem Pigment ungemein leicht ab, und schwimmt dann in einzelnen grösseren oder kleineren Schollen im Wasser.

Nachdem man, des störenden Pigmentes wegen, wiederholt das Wasser gewechselt hat, und die Reste des anhaftenden Pigmentes, namentlich in der Regio ciliaris mit einem weichen Pinsel sorgfältig entfernt hat, kann man zur weiteren Präparation schreiten.

Will man Flächenpräparate der eigentlichen Chorioidea anfertigen, so nimmt man die hintere Bulbushälfte vor und löst die ganze Chorioidea vorsichtig von der Sclera ab, was gewöhnlich mit Hülfe das Scalpellheftes sehr leicht geschieht, indem dieselbe nur durch die aus sehr lockerem Bindegewebe bestehende Suprachorioidea (Hensen's Hüllhaut der Retina) mit der Sclera lose zusammenhängt. Nur an der Lamina cribrosa stösst man auf einigen Widerstand, weil hier Gefässe und Nervenstämmchen getrennt werden müssen.

Die so isolirte Chorioidea wird nun unter Wasser auf einen Objektträger aufgefangen und mittelst des Pinsels noch unter Wasser flach ausgebreitet und etwa entstandene Falten geebnet. Will man zum sogenannten trockenen Einschluss derselben schreiten, so bringt man das Präparat sammt dem Objektträger in ein Schälchen mit schwachem Spiritus, dann in stärkeren, endlich in absoluten Alcohol und nachdem es auf diese Weise völlig entwässert worden, benützt man zur Aufhellung Terpentin oder Nelkenöl, und schliesst es endlich in Canadabalsam ein. Will man es feucht aufbewahren, so genügt schwach angesäuertes Glycerin oder irgend eine andere der bekannten Conservationsflüssigkeiten. Die Herstellung schöner zusammenhängender Präparate aus den vorderen Partien der Uvea, der Zona ciliaris, der Corona ciliaris und meiner Iris ist schon bedeutend schwieriger und verlangt schon etwas mehr Routine und manuelle Technik in Anfertigung feinerer Präparate. Man nimmt zu diesem Behufe die vordere Bulbushälfte vor und entfernt zunächst die innere Linsenabtheilung unter Wasser, Schichte für Schichte vorsichtig bis man auf das Septum lentis kommt. Nun wendet man das Präparat, und entfernt auf gleiche Weise die äussere Linsenabtheilung und lässt nur das Septum, welches mit der Uvea direkt zusammenhängt, übrig.

Nachdem dies geschehen ist, präparirt man den gewöhnlich auch an dieser vorderen Bulbushälfte befindlichen Rand der eigentlichen Chorioidea, dann die Zona ciliaris in gleicher Weise von der Sclera ab, wie wir es bei der Chorioidea gesehen haben; dies geht jedoch nur bis in die Nähe der Ringgefässe, woselbst man auf Hindernisse stösst, und ohne Continuitätstrennung die Präparation in der angegebenen Weise nicht weiter entsetzen kann, weil hier die Uvea mit ihrer Unterlage fest verwachsen ist.

An dieser Stelle angelangt, nimmt man nun eine feine Louis'sche Scheere und trennt durch einen langsam und vorsichtig geführten Circularschnitt die hintere Partie der Sclera und der Muskel von der Uvea ab, wobei man jedoch, da man um ein schönes Präparat zu erlangen, sich knapp an die Ringgefässe halten und ungemein vorsichtig schneiden muss, um die daselbst äusserst zarte Uvea nicht zu verletzen oder zu zerreissen. Die ganze Manipulation geschieht am besten unter Wasser. In ähnlicher Weise verfährt man von vorne aus mit dem Cornealsaume, welchen man knapp am Vorderrande der Ringgefässe abpräparirt, so dass von der Sclera nur ein äusserst feiner, kaum sichtbarer Streifen eben unterhalb der Ringgefässe an der so lospräparirten Uvea haften bleibt.

Auf diese Weise erhält man den ganzen Ciliartheil der Uvea isolirt, den Saum der Chorioidea, die Zona ciliaris, die Corona ciliaris und meine Iris nebst dem Septum lentis. Mit diesem Präparate wird nun ähnlich weiter verfahren, wie ich es bei der eigentlichen Chorioidea geschildert habe.

Will man senkrechte Schnitte erhalten, so muss das geöffnete Auge zunächst in eine der bekannten erhärtenden Flüssigkeit eingelegt werden; es wird dann damit auf die allgemein bekannte Weise verfahren.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII.

Stellt dar einen quadratischen Schnitt, enthaltend den vordersten Abschnitt des Auges von Sepia officinalis (mittelgrosses Exemplar) von innen betrachtet, die Blutgefässe sind injicirt dargestellt, die Arterien roth, die Venen blau. Das Pigment ist ausgepinselt, die Linse entfernt. Vergrösserung 25.

Im Centrum des Bildes erscheint in der unteren Hälfte der zweilappige dorsale deckelartige Theil der Cornealklappe, und ihm entgegen der entsprechende, leicht ausgeschweifte Saum derselben, beide von starkgeschlängelten Arterien, sowie Venen durchsetzt.

Begrenzt erscheinen diese Gebilde durch die einen schmalen kreisförmigen Saum bildende Regenbogenhaut, in der arterielle und venöse Stämmchen mit einander abwechseln. Am äusseren Rande dieser Regenbogenhaut verläuft ein arterielles Ringgefäss des Circulus arteriosus iridis.

Nach Aussen von diesem Circulus arteriosus iridis erscheint als ziemlich breiter kreisförmiger Gürtel die Corona ciliaris, bestehend aus beiläufig 160 dicht gedrängten, mehr weniger spindelförmigen Ciliarfortsätzen.

Hierauf folgt ein Gürtel von mächtigen Ringgefässen, von denen die Arterie die Mitte einnimmt und zu beiden Seiten von einer Vene umschlossen wird.

Der arterielle Ring ist der Circulus arteriosis ciliaris, die beiden venösen Ringgefässe sind der Circulus ciliaris venosus internus und externus.

Bedeckt und zum Theile gegen die Basen der Ciliarfortsätze zu überragt werden diese Ringgefässe vom Plexus ciliaris annuliformis. Nach abwärts entwickeln sich aus diesen Gefässringen die mächtige Arteria und Vena ciliaris postica longa.

Nach Aussen von dem Gürtel der Ringgefässe liegt als ziemlich breiter kreisförmiger Gürtel die Zona ciliaris mit ihren zahlreichen Venulae stellatae und durchsetzt von den Arteriis recurrentibus.

Die vier Ecken füllen die Anfangstheile der eigentlichen Chorioidea aus.

Tafel XIII.

Stellt einen Sector dar aus der Uvea eines mittelgrossen Exemplares von Sepia. Das Pigment ist gleichfalls entfernt, die Arterien sind roth, die Venen blau dargestellt. Vergrösserung 60.

a stellt die Iris dar,

b die Corona ciliaris.

Zwischen beiden liegt der Circulus arteriosus iridis. Die Corona ciliaris, welche 21 Ciliarfortsätze zeigt, wird von 3 Arteriis comunicantibus durchsetzt.

c ist der Gürtel der Ringgefässe, bestehend aus dem Circulus ciliaris arteriosus und dem Circulus ciliaris venosus internus et externus.

Bedeckt und etwas nach oben gegen den Fuss der Ciliarfortsätze zu überragt wird dieser Gefässgürtel vom Plexus ciliaris annuliformis.

d ist die Zona ciliaris, in der 5 Venae stellatae ciliares und 4 Arteriae recurrentes mit den ihnen zugehörigen Arteriis arcuatis dargestellt sind. Am unteren Rande der Zona ciliaris verläuft der Circulus arteriosus zonae ciliaris terminalis.

e ist die eigentliche Chorioidea.

Im mittleren Drittheil sind beide Wundernetze, das oberflächliche

arterielle und das tiefe venöse, einander deckend, dargestellt und die zwischen ihnen verlaufenden grösseren Zweige der Arteriola ciliaris postica brevis schimmern durch.

Im rechten Drittheil ist das venöse Wundernetz, im linken Drittheil dagegen das arterielle weggelassen.

Ueber die Blutzellen der Acephalen und Bemerkungen über deren Blutbahn.

Von

W. Flemming.

Hierzu Tafel XIV.

Ueber die Zellen des Muschelblutes, obschon sie gewiss vieluntersuchte und Vielen bekannte Objecte sind, finde ich nur wenige und kurze Angaben[1]) und nehme daher die Gelegenheit zu einer etwas näheren Beschreibung derselben wahr, wenn auch der Anlass dazu nur in der kleinen Controverse liegt, die am Schlusse dieses Artikels berührt wird.

Die Blutzellen der Muscheln lassen sich gut beim Unterricht benutzen, um Beispiele amoeboider Zellen mit reichlichen spitzen Pseudopodien zu zeigen. In solchen Formen finden sie sich in der farblosen Flüssigkeit, die aus dem aufgebrochenen Thier oder dem angeschnittenen Herzen abgelaufen ist, wenn man dieselbe nach etwa einer Minute untersucht. Wenn Verunreinigung vermieden ist,

---

1) Lieberkühn (Müll. Arch. 1854 p. 19 — 20, Taf. 2 Fig. 33) gab die erste Beschreibung der Blutzellen von Anodonta und ihrer Bewegungen, sah sie aber darin nicht als Blut- oder Lymphzellen, sondern als Amoeben an. S. ferner Ecker in Icones physiol. Taf. III und Erklärung derselben, und: Hessling, die Perlmuschel und ihre Perlen, p. 219, Taf. 7 Fig. 4, 5. Die Fortsätze wurden von den letztgenannten Beobachtern für Veränderungserscheinungen gehalten; v. Hessling l. c. zeichnet die Blutzellen von Unio überall ohne solche.

trifft man, ausser den wenigen unten zu erwähnenden Ausnahmen, nur Zellen von folgenden Eigenschaften: mit farblosem, ziemlich stark lichtbrechendem Plasma, von sehr verschiedenen Grössen (10 — 20 μ Durchmesser bei Najaden, durchschnittlich etwas kleiner bei Mytilus und bei Scrobicularia u. A.); die Mehrzahl einkernig, der Kern relativ klein zur Grösse der Zelle (Fig. 1 c, 3 c', 5) und granulirt erscheinend, der Ausdruck eines dichten Kernnetzes; einzelne haben zwei Kerne. Nicht immer sind die Kerne deutlich erkennbar. Viele Zellen enthalten fettartig glänzende und in OsO_4 schwärzbare Tröpfchen, die an manchen gelb pigmentirt sind; einzelne Zellen sind mit solchen Tröpfchen stark vollgestopft. (Fig. 1 e f, 4 a'.)

Das Auffallendste an den Blutzellen ist deren Neigung zum Vortreiben starrer, langer und spitzer Fortsätze. Bei Weitem die Mehrzahl in einem wie oben gefertigten Präparat zeigt morgenstern- oder stechapfelartige Formen, aber mit unregelmässiger Vertheilung und oft grosser Länge der Strahlen; diese sind häufig geknickt, gebogen und auch gegabelt. Sie ähneln damit oft ganz den strahligen Körnchenbildungen, welche Max Schultze (ds. Arch. Bd. 1 Taf. 2 Fig. 18) aus dem menschlichen Blut abbildete; an einen Vergleich mit diesen immobilen Dingen ist aber nicht zu denken. Ausser und neben solchen Pseudopodien kommen auch lappige vor. Beide, und die ganzen Zellen, wechseln ihre Form augenfällig (Fig. 2 u. 3), träger wie manche andere amöboide Zellen, aber meistens doch rascher, als z. B. die farblosen Blutkörper in einem Froschblutpräparate. Die starren, langen Fortsätze zeigen vielfach eine stärkere Lichtbrechung, wie die stumpfen Lappen, sodass es den Eindruck macht als wäre das Plasma in ihnen in einem besonderen, verdichteten Zustand. Durch gegenseitiges Verfangen mit den Stacheln ballen sich die Zellen sehr vielfach zu verschieden grossen Häufchen zusammen, wie dies (für Paludina) schon von Leydig (l. i. c. T. 46) dargestellt ist.

Blutelemente von ziemlich ähnlicher Art kommen bekanntlich bei vielen Mollusken u. A. Wirbellosen vor[1]), doch muss man

1) S. unter Anderem: Leydig, Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 2. pag. 169, Taf. 12 Fig. 47. 48.

Semper, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 8, pag. 378.

Keferstein in Bronn's Kl. u. Ord. d. Weichthiere, p. 1208, Taf. 104.



gewiss, bis zu genaueren vergleichenden Untersuchungen, für möglich halten dass vielfach sich Artverschiedenheiten dieser Zellen, und vielleicht oft genug verschiedene Blutzellenformen bei einer Thierform finden werden, worauf besonders die u. c. Angaben von Schwalbe weisen können. Auch Leydig sah (l. c.) im Blute von Paludina zwei Formen, runde, und verästelte von ähnlicher Beschaffenheit wie die hier beschriebenen. Soviel die unten citirten Angaben besagen, scheinen die starren und spitzigen Formen der Ausläufer die Acephalenblutzellen besonders auszuzeichnen.

Es schien mir von Interesse, nachzusehen ob diese langstacheligen Formen auch innerhalb der Gefässe vorhanden sind. Es war dies a priori unwahrscheinlich, denn bei dem häufigen Zusammenballen zu Häufchen, zu welchem diese Form Anlass giebt, müssten feinere Gefässbahnen überall durch solche Häufchen verstopft werden. Semper (l. c.) hat früher die zackigen Formen von Pulmonaten-Blutzellen als eine Veränderung, bedingt durch den Einfluss der Luft, gedeutet. Keferstein erklärte sich dagegen (l. c.), weil die Zacken schon am frischesten Blut sichtbar seien. Das Folgende zeigt für unser Objekt, dass zwar ein verändernder Einfluss gerade der Luft nicht anzunehmen sein wird, dass aber die Zellen im strömenden Blut in der That etwas andere Formen besitzen wie im ausgeflossenen oder ruhenden.

Wenn man an einer lebenden Unio das Herz vorsichtig blosslegt und in dasselbe die fein ausgezogene Spitze einer Glaspipette sticht, so treibt die Herzpulsation sofort eine Säule Blut in die Röhre und man kann, indem man den Tropfen rasch in die feuchte Kammer bläst und eindeckt, schon nach einigen Sekunden untersuchen. Dann findet man beim ersten Ansehen fast niemals Zellen mit so langen Pseudopodien, wie sie Fig. 1 a, 3 b zeigen, sondern ein Theil der Zellen hat kurze oder mittellange Strahlen und meist nur in geringer Anzahl (Fig. 2 a, 4 a, 3 a u. a'), die übrigen, zuweilen selbst etwa die Hälfte der vorhandenen, haben gar keine spitze, sondern nur lappige Fortsätze, und manche sind auch ganz ohne solche (Fig. 3 a).

Haeckel, über die Gewebe des Flusskrebses, Müll. Arch. 1857, p. 510.

Schwalbe, kleinere Mittheilungen zur Hist. wirbelloser Thiere, Arch. f. mikr. An. Bd. 5, pag. 248. (Bei Phascolosoma: besondere Art scheibenförmiger Blutzellen neben spärlicheren amöboiden, von denen Schwalbe noch zwei Formen unterscheidet.)

Die Zellen in solchem Präparat finden sich selten zusammengeballt, und wo dies der Fall ist, nur zu ganz kleinen Häufchen.

Die eben beschriebenen Formen, mit kurzen spitzen Fortsätzen und ohne solche, stellen aber offenbar hier nicht zwei an sich verschiedene Arten vor. Denn, während man das Präparat weiter beobachtet, sieht man vielfach auch an Zellen der letzteren Art nach und nach, oft schon nach $^1/_2$ — 1 Minute, spitze Stacheln auftreten; umgekehrt, zuweilen Stacheln wieder schwinden und die ganze Zelle auf eine Zeit lang ohne solche verharren. Nach etwas längerem Beobachten sind aber alle oder doch bei Weitem die meisten Zellen im Objekt in die langstrahligen Formen gerathen wie sie Fig. 1 a, 2 b, 3 b, b', c' zeigt. — Die Uebergänge aus der Form Fig. 3 a und a' zu b, b' und c' wurden, gleich vielen anderen, direkt verfolgt und beanspruchten von a — b 1,5 min., von a'— c' 5 min.

Ganz denselben Erfolg, wie bei diesem exacteren Verfahren, erhält man wenn man die Muschel schnell öffnet und das ausfliessende Blut sofort untersucht.

Hiernach lässt sich annehmen, dass die Zellen im strömenden Blut, wenigstens dem des Herzens und der grösseren Gefässe, nicht besonders reich an spitzen Fortsätzen und zum Theil ohne solche sind, und dass die langen und zahlreichen Pseudopodien erst erscheinen, wenn das Blut das Gefäss verlassen hat und nicht mehr in Bewegung ist. Auf einen Einfluss der Luft und der Verdunstung dabei möchte ich nach dem obigen Versuch mit Pipette und feuchter Kammer nicht Bezug nehmen; denn in wenigen Secunden und in einem dünnen Glasrohr kann sich Beides gewiss nicht so rasch geltend machen.

Man könnte nun daran denken, dass die Formen der Zellen im lebenden Blut ganz rund oder doch fortsatzlos seien, und dass alle Fortsätze erst nach dem Herausnehmen entständen. Aber auch dies scheint durch den obigen Versuch ausgeschlossen. Wenn sich in den 3—4 Secunden, die derselbe bei geschickter Ausführung etwa in Anspruch nimmt, schon alle die Buckel und Zacken der Fig. 2 a, 3 a und 4 a bilden könnten, so müsste man erwarten, dass dieser Vorgang bei den fortsatzlosen Zellen (Fig. 3 a), die man nun weiter in der feuchten Kammer beobachtet, ebenso rasch erfolgen würde. Aber es dauert damit, wie gesagt, doch mindestens eine halbe Minute und meistens länger.

Hiernach wird man annehmen müssen, dass auch im strömenden Blut ein guter Theil und meist der grösste Theil der Zellen Pseudopodien treibt, aber wenige und kürzere, wie sie im abgelassenen und ruhenden Blut entstehen. Hierdurch erklärt sich auch, dass in dem direct aus dem Herzen genommenen Blut selten die Zellen in Klümpchen geballt liegen, da sie keine längeren Fortsätze hatten, um sich damit zu verfangen.

Mit dieser Anschauung stimmen nun auch ganz die Formen, die man die Blutzellen, innerhalb wie ausserhalb der Gefässe, durch Reagentienwirkung annehmen sieht. Lässt man lebendes Blut direct in Osmiumsäure (beliebiger Concentration zwischen 0,1 bis 2%) laufen, oder bläst man die Säure mit der Pipette ins Herz und zieht wieder auf, so findet man die Zellen fixirt in den Formen der Fig. 1 c, e, f und Fig. 5 a. — Mischt man dagegen zu der Säure Blut, das etwas länger gestanden hat, so conserviren sich die meisten Zellen in der langstacheligen Form (Fig. 1 d, 5 b). Die Kerne treten an den Osmiumpräparaten oft deutlicher in heller Farbe hervor, die Pseudopodien werden oft etwas gebogen oder geknickt, und die vorhandenen starkbrechenden Tröpfchen gebräunt; sonst conservirt die Osmiumsäure die Zellenkerne in dem Zustande, in dem sie sie traf, wie man es auch sieht, wenn man sie unter dem Deckglase wirken lässt. An Schnitten von Theilen, die frisch abgeschnitten oder gefroren in OsO_4 gehärtet waren, zeigen sich an Durchschnitten von Gefässen oder Lacunen die Blutzellen ebenfalls meistens in den Formen der Fig. 5 und 1 c e f, doch auch oft recht viele mit längeren Stacheln; letztere Formen werden sie, nach dem Obigen, wohl überlebend im ruhenden Blut angenommen haben, ehe der Frost oder die Säure sie erreichte.

Ich betone mit Hinblick auf das Folgende, dass ich niemals auf Osmiumwirkung an den Blutzellen eine erheblich starke Vacuolenbildung, oder gar eine blasige Quellung beobachtete, welche sie Dingen, wie die in Fig. 7 gezeichneten Kerne, auch nur ähnlich machen könnte.

Auch mit Alkohol und anderen Reagentien lassen sich gute Formerhaltungen der Blutzellen erzielen; Chromsalze dagegen lassen die Fortsätze verschwinden und machen den runden Zellkörper stark glänzend und fein granulirt, und es quellen sehr häufig blasse Blasen aus dem Zellleib hervor (Fig. 6).

Ausser den bisher beschriebenen, offenbar den eigentlichen

Blutzellen, finden sich in relativ sehr geringer Zahl im Blut der Muscheln Elemente von etwas anderer, und zwar inconstanter Form und ebenso wechselnder Menge (Fig. 10). Es sind kleinere, meist blasse Körper, ohne Fortsätze und ohne Bewegung, theilweise mit deutlichem, anderntheils ohne erkennbaren Kern, rund oder unregelmässig geformt, zum Theil mit einigen feinen Körnchen. Da man oft in mehreren blutzellenreichen Präparaten vergebens nach ihnen sucht, und da sie in den meisten Fällen nur wenige Procente der vorhandenen Zellenelemente ausmachen, so weiss ich nicht ob man sie als wesentliche physiologische Bestandtheile des Blutes ansehen soll.

Anlass zu dieser Besprechung der Blutzellen gab mir der kürzlich unternommene Versuch Kollmann's[1]), die Kerne der grossen Schleimzellen im Schwellgewebe der Acephalen[2]) als Blutkörperchen, und damit die Zellen selbst als Blutlacunen zu deuten. Dass diese Kerne nicht, wie K. es früher angenommen hat, den Bindesubstanzlamellen angehören, glaube ich bereits a. and. O.[3]) hinreichend dargethan zu haben. Die Anschauung, dass die Kerne Blutzellen sein könnten, habe ich aber an jener Stelle (l. c. p. 828 Anm.) nur mit wenigen Worten berührt, weil ich nicht annahm, dass sie im Ernst aufrecht erhalten werden würde. Nachdem dies dennoch geschehen ist, scheint mir eine genaue Beschreibung der Blutzellen das beste Mittel um zu zeigen, dass von einer Verwechselung so verschiedener Dinge, wie die Blutzellen und die betreffenden Kerne es sind, für Niemanden die Rede sein kann der beide Dinge kennt oder mit einiger Sorgfalt kennen lernen will. Die Kerne der Schleimzellen (Fig. 7 a hier frisch, Fig. 7 b OsO_4) haben weder im frischen Zustand irgend eine Aehnlichkeit mit frischen Blutzellen, noch bringt die Osmiumsäure oder der Alkohol die Letzteren je in Formen, die eine Verwechselung mit jenen möglich liessen; wenn auch, wie oben gesagt, die Blutzellen inner-

---

1) Tagblatt der Münchener Nat. Vers. 1877, p. 177 und Sep.-Abdr.

2) Zellen solcher Art sind bekanntlich nicht ein Unicum bei Acephalen, sondern bei Wirbellosen verbreitet: vgl. l. s. c. Häckel (Flusskrebs), Leydig, Semper (Prosobranchien und Pulmonaten) u. a. m.

3) Ds. Arch. Bd. 13. p. 823—831, Fig. 2—5 Taf. 48, 5—9 Taf. 49.

halb der Gefässe ärmer an Fortsätzen und zum Theil ohne solche sind, so bleibt doch eine Zelle, wie in Fig. 1 c—e und 5, von einem Kern wie Fig. 7 b immer noch toto coelo verschieden; selbst wenn die Kerne der Schleimzellen geschrumpft sind, wie es bei weniger gelungenen Osmiumpräparaten vorkommt, sind sie durch ihre scharfe Membran noch immer gekennzeichnet gegenüber Blutzellen. Eins der kleinen Körperchen des Blutes (Fig. 10) könnte allenfalls einmal mit einem der betreffenden Kerne in Verwechslung kommen; aber wie oben gesagt, sind diese Körperchen im Blut in ganz verschwindender Minderheit gegenüber den eigentlichen Blutzellen. Ausserdem liegen nun vollends die Kerne so, dass je einer in eine Langer'sche Blase oder Schleimzelle hineinragt[1]) (Fig. 7 a); wenn überhaupt daran zu denken wäre, dass sie Blutzellen sein könnten, so entstände die Frage, wodurch sie denn so regelmässig vertheilt worden seien, dass immer in je eine „Lacune" ein Blutkörperchen hineingezählt läge. In den Gerinnseln dagegen, die an OsO_4-Präparaten die Blutgefässe und die wirklichen Lacunen (Fussspitze, rothbraunes Organ) füllen, findet man, wie oben gesagt, wohlerkennbare Blutzellen, und zwar natürlich bald zu mehreren, bald einzeln in je einer Masche (Fig. 9). — Der weitere Einwand Kollmann's (l. c.) endlich, dass die fraglichen Kerne nicht in allen Langer'schen Blasen vorkämen, ist nicht richtig; an jedem nicht zu dunklen Osmiumpräparat mit guter Conservation findet man an mitteldicken Schnitten klärlich für jede Schleimzelle den zugehörigen Kern; wo freilich der Schnitt so dünn ist, dass er von einer Zelle nur einen Theil abtrug (meine Fig. 2 und 8 Taf. 48 l. c.), da wird natürlich vielfach der Kern oben oder unten abgeschnitten sein.

Ich möchte schliesslich die Gelegenheit zur Correction einer Aeusserung benutzen, mit der ich Kollmann, wie ich leider zu spät inne ward, durch einen lapsus calami Unrecht gethan habe. Sie lautet (l. c. p. 852): „Ueberall, wo K. von endothellosen Räumen spricht und weitere morphologische Betrachtungen daran knüpft, da meint er damit stets die Schleimzellen." Ich hätte hier eine Ausnahme machen sollen für die einzelnen Orte, wo, wie ich

1) Ich verweise dafür auf meine Beschreibung l. s. c. Sehr selten trifft man zwei ganz nahe zusammenliegend, die dann wahre Doppelkerne darstellen.

selbst a. a. O. p. 842 ff. ausgeführt habe, die Schleimzellen fehlen (Mantelzacken, muskulöse Gegend der Fussspitze, und, wie ich jetzt nach Prüfung hinzufügen kann, sog. rothbraunes Organ, das ich früher nicht studirt hatte, und das Kollmann gerade mit besonderer Aufmerksamkeit untersucht zu haben scheint). An diesen Orten ist der Bau, wie es ja auch meine Beschreibung a. a. O. zulässt, ganz so wie ihn Kollmann beschreibt; wie er ihn aber auch, was ich nicht zulassen kann, dem ganzen schleimzellenhaltigen Gewebe zuspricht, das doch immerhin gegenüber jenen Stellen die weit überwiegende Hauptmasse bleibt. Grade an den Grenzen dieser Stellen überblickt man auch am Besten den Unterschied zwischen wahren Blutlacunen einerseits und Schleimzellen andrerseits: ich gebe zur Uebersicht dafür in Fig 8 a b c das Bild eines Schnittes durch Mittelfuss und Fussspitze von Anodonta, gefroren in Alkohol gehärtet, so dass die Bluträume etwas ausgedehnt erhalten sind, in Fig. 9 ein Bild aus dem Gewebe des obersten Manteltheils am rothbraunen Organ, wo eben erst einige Schleimzellen auftreten, nach dem Frieren nach Kollmann's eigener Angabe l. i. c. in Osmium gehärtet und geschnitten. Bei l in Fig. 8 sieht man das lacunäre Gewebe der Fussspitze, ohne Schleimzellen; bei s beginnen die letzteren, in Gruppen und Strängen den Balken und Lamellen der Bindesubstanz anlagernd und nach oben, gegen die Keimdrüsen k zu, an Masse so anwachsend, dass sie fast allen Raum zwischen den Drüsen füllen. Wo keine Schleimzellen sind, giebt es gerundete Lacunen (l), wo jene auftreten nimmt zwischen ihren Gruppen die Blutbahn die Form jener verästelten Spalten an, wie sie meine Injectionen l. c.[1]) zeigen; Spalten die sich dann im Feineren auch noch in die Schleimzellengruppen bei ss hinein-

1) Taf. 49 l. c. Seither habe ich zahlreiche neue Injectionen an Najaden und auch an Mytilus mit ganz gleichen Resultaten angestellt. Bei Mytilus sind im Mittelleib und Mantel die hier besprochenen Verhältnisse ganz ähnlich wie bei den Najaden; was den Mantelrand der Pfahlmuschel angeht, so bemerke ich zur Vermeidung von Missverständnissen, dass es in ihm viel festes Gewebe giebt und dass also z. B. in m. Fig. 2 Taf. 48 l. c. nicht etwa alle Räume zwischen den Schleimzellen s von Blutbahnen eingenommen werden. Die Gefässe haben hier grossentheils die Form von verästelten, übrigens endothellosen Gängen, die leicht collabiren. In ziemlicher Ausdehnung ist aber auch das feinere Fachwerk zwischen den Schleimzellen (Fig. 5. 6. Taf. 48) von ihnen aus injicirbar.



erstrecken. — Wenn einzig die Zellennatur der Langer'schen Blasen anerkannt wird, so würde nach dem Allen die hier berührte Differenz über die Verhältnisse der Blutwege beseitigt sein und es würde die früher von mir[1]) und die jetzt von Kollmann[2]) gegebene Beschreibung dieser endothellosen Uebergangsblutbahn sich in allen wesentlichen Puncten vereinbaren lassen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV.

Fig. 1. Blutzellen von Mytilus edulis, Hartn. Imm. 9. 3.
a Zelle aus dem ausgelaufenen und etwas gestandenen Blut (grösster Durchmesser des Körpers abgesehen von den Fortsätzen 11 μ).
b Form derselben Zelle nach einiger Minuten.
c, f Aus demselben Blut nach Mischung mit 0,5 % OsO_4.
d, e Blutzellen in Gefässen des Mantelrandes liegend in einem Schnitt, aus einem in OsO_4 gehärteten Frierpräparat.

Fig. 2. Blutzelle aus dem ausgelaufenen Blut von Scrobicularia piperata, Hartn. 8. 3; a unmittelbar nach dem Auslaufen, b nach etwa 1 min.

Fig. 3. Blutzellen von Unio tumida, mit der Pipette aus dem Herzen genommen: Beobachtung begann etwa 4 Secunden nach dem Wiederausziehen der Pipette.
a und a' beim Beginn der Beobachtung; Uebergang von a und a' zu b und b' dauerte 1—1,5 min., von b' zu der flachen und strahlenreichen Form c' 3,5 min.

Fig. 4. Aus dem ausgeflossenen Blut einer aufgebrochenen Unio, a und a' sofort beobachtet, c und b nach 1,5 min. In c die Zellen zu einem Häufchen verfilzt. 7. 3.

Fig. 5. Blutzellen aus Gefässlacunen von Unio, vgl. Fig. 9, 8. 3 Hartn., Gefrier-Osmium-Präparat, in einem Schnitt.

Fig. 6. Blutzellen von Unio nach Mischung des Bluts zu gleichen Theilen mit Kalibichromat von 1 %. Hervorquellende Blasen.

Fig. 7. Aus einem Schnitt durch den frisch gefrorenen Mantelrand von Mytilus, frisch ohne Zusatz. a eine Schleimzelle (Langer'sche Blase) mit Kern, an dem etwas feinkörnige Masse und einige fettglänzende

1) Ueber Bindesubstanzen und Gefässwandung bei Mollusken. Hab.-Schr. Rostock 1871.

2) Die Bindesubstanz der Acephalen. Dies. Arch. Bd. 13.

Tröpfchen. c eine dicht daneben in einem Gefässgang liegende Blutzelle.

b Kern einer Schleimzelle aus einem Osmiumschnitt. 9 à imm. 3.

Fig. 8. a Uebersichtsskizze: Vertical-Querschnitt durch den Fuss von Anodonta, gefroren und in gekühltem abs. Alkohol gehärtet (Gefässräume dadurch klaffend erhalten). m oberflächliche Muskeln der Futsspitze, l Lacunen der Fusspitze (hell gelassen, von queren Muskelzügen durchsetzt), k Keimdrüsen, s schleimzellenhaltiges Gewebe, durch Punctirung angedeutet, weiter oben überall zwischen die Keimdrüsen ausgebreitet. Nat. Grösse.

b aus einem Schnitt durch die Gegend zwischen s und l, schwach vergrössert, ebenfalls nur skizzenhaft gehalten: l Lacunen, m quere Muskeln, ss (hell gelassen) Gruppen der Schleimzellen: um den Uebergang zwischen schleimzellenhaltigem Gewebe und wahren Lacunen zu zeigen.

c Aus derselben Gegend stärker vergrössert, s Schleimzellengruppen, l Lacunen.

(Vergl. für Fig. 8 den Text.)

Fig. 9. Unio, aus dem obersten Theil des Mantels am rothbraunen Organ, wo Schleimzellen erst einzeln auftreten. s Schleimzellen, mit opak geronnenem Inhalt, welcher den geschrumpften Kern nur bei einer (links) erkennen lässt. l Lacunen, in denen Blutzellen liegen (sonst völlig leer). b die links liegende Blutzelle stärker vergrössert. Gefroren, Osmium, Alkohol, Schnitt. Syst. 5. 1.

Fig. 10. Kleine, immobile Elemente des Muschelbluts, Mytilus, wie sie nur sehr spärlich vorkommen. 7. 3.

Bemerkung zur Injectionstechnik bei Wirbellosen.

Von

W. Flemming.

Diese Bemerkung, welche künftigen Untersuchern vielleicht einigen Nutzen bieten kann, ist veranlasst durch das schöne, kürzlich veröffentlichte Werk A. Sabatier's über Mytilus edulis[1]),

---

1) Etudes sur la moule commune. 1. partie. Mém. de l'acad. de Montpellier 1877.

in dem der Verf. auf pag. 65—69 eingehend über das bei seinen Injectionen befolgte Verfahren berichtet. Sabatier sagt hier: „C'est une grande illusion que de s'imaginer pouvoir réussir des injections sur une moule fraiche et vivante“ [1]), und empfiehlt als bestes Mittel langsames Absterbenlassen ohne oder mit vorheriger Verblutung (p. 62 l. c.), um Erschlaffung zu erzielen [2]). Beide Massnahmen fordern längere Zeit, die letztere mindestens einen halben Tag, die erstere viel mehr, und es lässt sich nicht behaupten, muss vielmehr nach meiner Erfahrung geläugnet werden, dass dabei die Gewebe unverändert bleiben. Sagt doch der Verf. selbst: „Il faut que l'animal soit à point“; wenn aber die Muskeln eben im Sterben sind, haben andere Gewebsbestandtheile schon erheblich gelitten. Es ist mir deshalb wohl erklärlich, dass gewisse Gewebsbestandtheile Sabatier's Beobachtung entgangen zu sein scheinen.

Ein Leser des Werkes wird also nach dem Obigen leicht auf den Gedanken kommen, dass Injectionen überhaupt nur an langsam abgestorbenen Thieren möglich seien; und wird es danach nicht verstehen, wenn er in meinen früheren Aufsätzen [3]) auch von Einspritzungen frischer Thiere gesprochen findet. Hierüber möchte ich durch diese Notiz kurze Rechenschaft geben. Es kam mir bei jenen Arbeiten gerade darauf an, vollständige Leimfüllung der Blutbahnen, wenn auch nur streckenweise, zu erzielen, um feine Schnitte zu erleichtern, und zugleich völlig wohlerhaltene Gewebe zu haben, um sie sofort durch Osmium oder starken Alkohol zu fixiren. Solche Füllungen, wenn sie nur auf kleinere Strecken verlangt werden, lassen sich nun zunächst mit kalten Massen auch am ganz frischen, vorsichtig geöffneten Thier ausführen, und auch mit Leimmassen, wenn man die Muschel vorher eine Viertelstunde in schwach lauwarmes Wasser legt, was den Geweben noch nicht

1) Was für totale oder ausgedehntere partielle Injectionen seine volle Richtigkeit hat.

2) Von der an gleicher Stelle empfohlenen Anwendung von Aetherdampf und von verdünntem Alkohol mit Salzsäure kann ich hier absehen, da die erstere nach eigner Erfahrung wohl nur in Ausnahmefällen zum Ziel führt, die letztere Behandlung aber die Gewebe nicht intact lässt.

3) Ueber Bindesubstanzen und Gefässwandung bei Mollusken. Rostock 1871, und: dieses Arch. Bd. 13, p. 818 ff.

schadet, und dann ins Herz einbindet oder in eins der geeignet gelegenen Gefässe einsticht, für deren Lage auf Sabatier's und Langer's Angaben zu verweisen ist, oder endlich die Canüle direct in Theile des Schwellgewebes stösst. Theilweise Injectionen muskelarmer Theile, wie des Mittelfusses, Mantels, aber auch selbst des muskulöseren Mantelrandes und Fusses, kann man so leicht erhalten.

Um ausgedehntere Füllungen zu erreichen, ohne doch durch Absterbenlassen die Gewebe zu verderben, habe ich mich lange vergeblich bemüht und mit den verschiedensten Giften, mit Aether und Chloroform experimentirt, welche alle bei den Thieren nicht verfangen wollen, bis ich auf ein sehr einfaches Mittel verfiel: Frierenlassen und Wiederaufthauen. Nachdem das Thier auf Eis und Salz durchgefroren ist, legt man es in schwachlaues Wasser und findet es nach etwa einer halben Stunde klaffend, schlaff und todt; die Muskeln leisten jetzt der Injection keinen Widerstand mehr, und an den Geweben ist noch nichts verdorben, höchstens dass das äussere Epithel etwas leidet. Nur ausnahmsweise übersteht die Muschel das Frieren und bleibt dann im Wasser zugeklemmt[1]).

An so erschlafften Objecten lassen sich natürlich die Injectionen viel weiter treiben; Einstiche am Körper und Fuss kann man so vornehmen, ohne sonst etwas an dem Thier zu verletzen.

Für Herzinjectionen bei Muscheln mit kaltflüssigen oder Leimmassen, die leicht durchgehen, besteht, wie jedem Arbeiter darin bekannt sein wird, das Uebel, dass man beim Oeffnen des Thiers und beim Einbinden in das Herz Gefässe zu verletzen hat, aus welchen Stellen dann die Masse bald extravasirt. Um diese Stellen zu schliessen — an Abbinden ist bei diesen Geweben und bei den Formverhältnissen nicht zu denken — habe ich bei Unio und Anodonta mit Erfolg den Gyps benutzt. Nachdem die Canüle ins Herz gebunden ist, wird die Oberfläche des Thieres möglichst von Flüssigkeit befreit, auf die Anschnittstelle des Herzbeutels und die Durchschnitte der Schliessmuskeln Gypsbrei wiederholt unter leichtem Andrücken aufgetragen, so dass er die Canülenröhre mit einschliesst, und das Festwerden abgewartet. Sicher ist das Verfahren nicht, es bleibt doch oft irgendwo eine Lücke oder weiche Stelle, durch

1) Das Verfahren wird sich gewiss auch bei andern Wirbellosen, bei denen ich es noch nicht versucht habe, benutzen lassen.



welche die Masse nachher unter dem Gyps hervorquillt, und in den meisten Fällen kommt man nicht weiter wie ohne denselben; immerhin habe ich auf diesem Wege die besten Resultate erzielt[1]). Ich gestehe jedoch, dass es mir nie gelungen ist, eine Muschel in allen Theilen ganz gleichmässig und (in histiologischem Sinne) vollständig zu injiciren.

Das Vorstehende sollte, wie gesagt, hauptsächlich nur zur Motivirung meiner früheren Angaben dienen und zeigen, dass man auch hier frische Gewebe streckenweise vollständig mit Leimmassen füllen kann. Verfolgung der Morphologie der grösseren Gefässe und ihrer Verbindungen lag nicht in der Absicht jener Arbeiten; für das Studium derselben braucht es andere, feinere Handgriffe, und es ist dafür auf die äusserst elegante und vielseitige Methodik Sabatier's zu verweisen, über welche derselbe a. a. O. genau berichtet hat.

Zur Theorie der Peristaltik.

Von

Th. W. Engelmann
in Utrecht.

Ein im vorigen Heft erschienener Aufsatz von Alexander Dogiel[2]) veranlasst mich zu den folgenden Bemerkungen.

In einer Arbeit über den Ureter[3]) war ich zu dem Ergeb-

---

1) Auch zu feineren Injectionen bei Wirbelthieren kann ich für viele Fälle, in denen man beim Einbinden Gefässe verletzen muss oder nicht sicher ist, ob solche verletzt sind, den Gyps als vortreffliches Hülfsmittel empfehlen, das endloses Abbinden erspart. So bekommt man mit Leimmassen mikroskopische Totalinjectionen der schönsten Art (mit Ausnahme der Brustorgane), wenn man bei einem Säugethier, in die Aorta descendens oberhalb des Zwerchfells einbindet, dann den ganzen Thorax mit Freilassung der Canüle mit Gyps füllt und auch die Schnittränder der Brust übergypst.

2) Zur Kenntniss der Nerven der Ureteren. Von Stud. Alexander Dogiel. Dies Archiv. 15. Bd. I. Heft. S. 64—66. Taf. IV. 2 Figg.

3) Zur Physiologie des Ureter. Archiv f. d. ges. Physiologie u. s. w. von Pflüger. 2. Bd. 1869. S. 243—292.

nisse gelangt, dass das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Contraktion in diesem Organe ohne Mitwirkung von Ganglienzellen zu Stande kommt. Ich berief mich dabei unter Anderem auf das Vorkommen peristaltischer Bewegungen an isolirten, völlig ganglienfreien Ureterabschnitten. Als ganglienfrei bezeichnete ich den Ureter des Kaninchens, von etwa 4 ctm oberhalb der Blase bis hinauf zum Hilus renis, also etwa das mittlere und obere Drittel des Organs. Am Hilus und in der Umgebung des Nierenbeckens glückte es mir beim Kaninchen nur wenige Male einzelne (2—3) Ganglienzellen zu finden [1]).

In der Absicht meine Angaben zu prüfen, hat nun Al. Dogiel die Nerven der Ureteren untersucht. Seine Untersuchungen haben ihm „gezeigt, dass die Ganglien nicht nur am unteren Theile der Ureteren liegen, wie Engelmann behauptet, sondern auch am oberen". Was hat aber Dogiel untersucht? Anstatt das Thier zu wählen, auf das sich — wie ich in meiner Arbeit wiederholt hervorhebe — meine anatomischen Arbeiten nahezu ausschliesslich und auch meine physiologischen Versuche grösstentheils beziehen, nämlich das Kaninchen, benutzte er die Ureteren des Hundes, der Ratte, Taube und Schildkröte. Von diesen nun habe ich bezüglich des Vorkommens von Ganglienzellen garnichts, also auch nichts Unrichtiges behauptet. Und es war dabei keineswegs etwa meine Meinung, die betreffenden anatomischen Verhältnisse müssten bei anderen Thieren die nämlichen sein wie beim Kaninchen [2]). Niemandem doch kann es im Ernste beikommen anatomische Befunde so ausserordentlich schwankender Natur, wie die der räumlichen Verbreitung von Ganglienzellen in einem sympathischen Geflechte, ohne Weiteres von einer Thierart auf die andere übertragen zu wollen. Zeigen ja schon die Individuen derselben Species in der erwähnten Beziehung sehr bedeutende Verschiedenheiten, wie des Näheren aus meiner Abhandlung und aus Dogiel's eigenen Angaben erhellt. So würde es mich denn auch keineswegs wundern, wenn Jemand einmal im mittleren und oberen Drittel des Kaninchenureters ein paar Ganglienzellen fände, umsoweniger als ich selbst am Hilus ja schon ab und zu welchen

1) Archiv f. d. ges. Physiologie etc. von Pflüger. 2. Jahrg. 1869. S. 250.

2) Auch J. Steiner (Grundriss d. Physiologie des Menschen. Leipzig 1878. S. 131) hat übersehen, dass ich nur vom Kaninchen rede.



begegnete. Selbst dann noch würde es keinen Sinn haben zu behaupten, wie Dogiel thut, dass die anatomischen Thatsachen zu Gunsten einer Betheiligung des Nervensystems an der Peristaltik der Ureteren sprechen. Abgesehen von der aus rein physiologischen Gründen hinreichend dargethanen Unhaltbarkeit dieser Annahme, bliebe immer noch die Thatsache bestehen, dass peristaltische und antiperistaltische Bewegung ebensogut an völlig ganglienfreien wie an ganglienhaltigen isolirten Ureterabschnitten vorkommt.

Nun es sich durch die unzweideutigsten Versuche herausgestellt hat, dass das zur Erklärung der Peristaltik des Ureters von mir aufgestellte Princip der Erregungsleitung durch Zellcontakt eine ganz allgemeine Gültigkeit besitzt: beim Darm [1]), beim Herzen [2]), bei Flimmerepithelien [3]), ja bei den Nervenfasern [4]), deren jede sich als eine Kette selbstständiger, nur durch Contakt ihrer Axencylinder leitend verbundener Zellen erwiesen hat, nun ist es doch wohl an der Zeit eine Vorstellung fahren zu lassen, die streng betrachtet nie mehr war als eine kümmerliche Ausflucht, nie auf den Namen einer wissenschaftlichen Hypothese Anspruch machen durfte. Wer für sie eintreten will, hätte zuerst ihre Berechtigung nachzuweisen, und dazu dürfte beim jetzigen Stande der Dinge etwas mehr gehören als der Nachweis einiger Ganglienzellen im oberen Drittel des Ureters weniger Thierarten.

Da ich einmal am Wort bin, sei es mir erlaubt noch einiger hierher gehöriger Missverständnisse zu gedenken. Man hat mir die Behauptung zugeschrieben [5]), dass die Muskulatur des Harnleiters während des Lebens garnicht aus einzelnen Faserzellen bestehe, sondern sich erst beim Absterben in solche spalte. Dies erweckt den Schein als halte ich die glatten Faserzellen des Ureters nicht für praeexistirende Elemente. Ich habe inzwischen nur behauptet, dass man an lebensfrischen Präparaten die Grenzen

1) Archiv f. d. ges. Physiol. etc. von Pflüger. 4. Bd. 1871. S. 33.

2) Ebenda 11. Bd. 1875. S. 465.

3) Ebenda 2. Bd. 1869. S. 278. 11. Bd. 1875. S. 477.

4) Ebenda 13. Bd. 1876. S. 474. — Vgl. auch ebenda 14. Bd. 1877. S. 188 flg.

5) J. Rosenthal, Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven. Internat. wiss. Biblioth. XXVII. Bd. Leipzig. 1877. S. 97. — L. Hermann, Grundriss der Physiologie. 6. Aufl. Berl. 1877. S. 266.

zwischen den einzelnen Zellen, vermuthlich wegen zu geringer Breite der Spalten nicht sehen könne[1]). Ausdrücklich sage ich beim Absterben „spaltet sich gleichsam die anfangs scheinbar homogene Masse mehr oder minder deutlich in ihre Elemente, die glatten Faserzellen".

Man lässt mich weiter behaupten, dass der Ureter „in weiter Ausdehnung nervenlos" sei[2]) und dass ich in „nervenlosen" Ureterstücken peristaltische Bewegung beobachtet habe[3]). Dies ist insofern unrichtig als aus meiner Beschreibung[4]) genügend hervorgeht, dass ich überall im Ureter Nerven finde und speciell auch in der Muskularis keine nervenfreien Stücke von makroskopischer Ausdehnung annehme. Allerdings spreche ich den Nerven des Ureter auf Grund physiologischer Thatsachen motorische Funktionen ab, und insofern, physiologisch verstanden, könnte man jene Aussagen dann allenfalls gelten lassen. Doch erwecken sie falsche Vorstellungen und seien darum hier berichtigt.

Bismarckbraun als Färbemittel.

Von

Dr. C. Weigert,

I. Assistenten am pathologischen Institute zu Leipzig.

Es sind in der letzten Zeit so viele Farbstoffe für die Histologie empfohlen worden, dass es fast gewagt erscheint, noch über einen neuen eine Mittheilung zu machen, der wie die meisten anderen hauptsächlich zur Differenzirung der Kerne dienen soll. Wenn man jedoch die Wünsche, die man an einen solchen Farbstoff

1) Archiv f. d. ges. Physiol. etc. 2. Bd. S. 247 u. 248. — S. auch ebenda 4. Bd. S. 43.

2) E. du Bois-Reymond, Ueber die negative Schwankung des Muskelstromes bei der Zusammenziehung. 3. Abth. Archiv f. Anatomie, Physiologie u. s. w. von Reichert und du Bois-Reymond 1876. S. 366.

3) L. Hermann, a. a. O. S. 120.

4) Archiv f. d. ges. Physiol. u. s. w. 2. Bd. 1869. S. 260 u. 261.

stellen kann, in Betracht zieht, so lassen in der That alle bisher empfohlenen mehr oder weniger einen Mangel erkennen.

Ein guter Farbstoff soll folgende Bedingungen erfüllen:

1. Er muss absolut sicher färben. Vor allen Dingen muss die Färbung ganz unabhängig von zufälligen Bedingungen oder der Geschicklichkeit des Histologen sein. Diesen Bedingungen genügen z. B. Carmin, Picrocarmin und Eosin nicht.

2. Die Färbung muss schnell erfolgen, sodass man nach der Anfertigung der Präparate nicht zu lange auf die Farbewirkung warten muss. Auch in dieser Hinsicht sind die beiden erstgenannten Farbstoffe mangelhaft.

3. Eine Ueberfärbung darf nicht leicht stattfinden oder muss, ohne dass man zu so differenten Stoffen, wie z. B. zu starker Essigsäure, seine Zuflucht zu nehmen hat, ausgeglichen werden können.

4. Umgekehrt muss bei der etwa nothwendigen Operation des Auswaschens ein gehöriger Spielraum in der Zeit gegeben sein, damit nicht bei einer etwas prolongirten Dauer desselben die Farbe verschwindet. Dieser Anforderung entsprechen die bisher benutzten Anilinfarben z. B. nicht.

5. Die Präparate müssen auch in weniger stark lichtbrechenden Medien angesehen und aufbewahrt werden können. Dies ist bei der Haematoxylinfärbung und der Anwendung der Anilinfarben nicht möglich, wenn nicht etwa für letztere die Levulose, die ich mir nicht beschaffen konnte, Vortheile bieten sollte. Man muss diese Präparate immer als Lackpräparate nach Aufhellung in stark lichtbrechenden Medien aufbewahren.

6. Die Färbung muss haltbar sein.

Allen den gestellten Bedingungen genügt nun ein neuer Anilinfarbstoff, auf dessen Anwendung ich vor 3/4 Jahren ganz zufällig gekommen bin, und der bereits durch directe und indirecte Empfehlung meinerseits eine gewisse Verbreitung gefunden zu haben scheint. Er wird unter dem Namen „Bismarckbraun" von der Berliner Actiengesellschaft für Anilinfarbenfabrikation zu sehr billigem Preise hergestellt. Die Anwendung desselben ist sehr einfach: man benutzt eine concentrirte wässrige (oder schwach alkoholische) Lösung. Um die erstere schnell darzustellen muss man den Farbstoff in destillirtem Wasser kochen, wodurch auch die sonst leicht erfolgende Schimmelbildung erschwert wird. Die Lösung wird filtrirt. (Die Filtration muss von Zeit zu Zeit wieder von Neuem erfolgen.) In eine

solche ganz dunkelbraune Lösung hineingeworfene Schnitte von Alcohol oder Chromsäurepräparaten färben sich fast augenblicklich, in etwas schwächere aber immer noch starke Lösungen gethane in einigen Minuten intensiv. Die Differenzirung der Färbung wird durch Auswaschen in absolutem Alcohol in wenigen Minuten bewirkt, und dann können die Präparate sowohl durch Nelkenöl etc. aufgehellt in Canadabalsam aufbewahrt, oder direct in Glycerin eingeschlossen werden. Im letzteren Fall muss man das Auswaschen in Alcohol sorgfältig machen und es ist gut die Präparate vorher noch in destillirtes Wasser zu bringen (ein Kunstgriff, auf den mich stud. Kabierske aufmerksam gemacht hat). Es verschlägt absolut nichts, wenn man die Schnitte auf ein oder zwei Tage in der färbenden Flüssigkeit liegen lässt, oder wenn man sie stundenlang in Alcohol oder tagelang in Nelkenöl verweilen lässt, wenn nur die Färbung von Hause aus nicht gar zu schwach war.

Die Kerne sind dabei braun gefärbt und zwar, wie bei allen guten Kernfarbstoffen, je nach ihrer Grösse etc. mehr oder weniger dunkel. Microcockencolonien werden dem entsprechend am allerdunkelsten tingirt. Viele Protoplasmen und Bindegewebsmassen färben sich mehr oder weniger leicht gelblich. Amyloid wird nicht deutlich differenzirt, wohl aber Plasmazellen und manche Bacterienformen, die sich der Haematoxylin- und Carminfärbung entziehen. (Ich habe auf der letzten Naturforscherversammlung bereits so gefärbte Milzbrandbacillen demonstrirt.) Doppelte Färbungen etc. lassen sich natürlich ebensogut wie bei jedem anderen Kernfärbemittel anwenden. Vom aesthetischen Standpunkt aus wird der Farbenton allerdings viele nicht befriedigen. Doch ist das Geschmacksache und der Farbenton hat aber sogar Vortheil, dass man so behandelte Präparate photographiren kann. Für die Photographie eignen sich nämlich unsere blauen und rothen Färbungen schlecht. Dr. Koch wendet deshalb für seine Bacterienfärbungen (die nach einem ganz andern Princip erfolgen und daher auch andere Farbstoffe und Methoden erheischen) auch ein Anilinbraun „Neubraun" in Glycerin an. Nicht anwendbar dürfte der Farbstoff nur dann sein, wenn braune Pigmente von einem ähnlichen Farbenton bei der Untersuchung eine Rolle spielen.

Ueber die Genese der Samenkörper.

Von

v. la Valette St. George.

Fünfte Mittheilung.

Hierzu Tafel XV—XIX.

Die Spermatogenese bei den Säugethieren und dem Menschen.

Einleitung.

Nach einer Reihe vorbereitender Untersuchungen von Wagner[1]), Valentin[2]), Kölliker[3]) und Leuckart[4]) wurde der Grundstein zur Kenntniss der Vorgänge bei der Entwickelung der Samenkörper in der Klasse der Säugethiere durch Kölliker gelegt[5]).

Er untersuchte den Stier, den Hund und das Kaninchen, fand die Samencanälchen durch und durch von verschieden grossen Zellen erfüllt, welche er in directer Folge von den ersten embryonalen Zellen ableitet, und unterschied eine äussere Lage derselben mit grossen Kernen und mächtigen Kernkernen als den Sitz eines lebhaften, die Samenbildung vorbereitenden Vermehrungsprocesses, sowie eine ziemlich dicke innere Schicht blasser, zarter, sehr veränderlicher Zellen, aus deren energischer Vervielfältigung die eigentlichen Samenzellen hervorgehen sollen. Diese seien entweder

---

1) Fragmente zur Physiologie der Zeugung. 1837.

2) Repertorium 1837.

3) Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere, 1841; die Bildung der Samenfäden in Bläschen, 1846.

4) Wagner und Leuckart Art. Semen in Todd's Cyclop. of Anat. and Physiol. Vol. IV. Leuckart, Art. Zeugung im Handwörterbuch der Physiologie v. Wagner 1853.

5) Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Von A. Kölliker. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. VII. 1856. S. 262.

einkernig, oder stellten mehr oder minder grosse mehrkernige „Cysten" dar. Die Veränderung, welche diese Kerne erleiden, wird sehr genau beschrieben. Anfangs rund und mit einem Kernkörperchen versehen, ziehen sich dieselben in die Länge aus, werden etwas abgeplattet und scheiden sich in einen vorderen, scharf contourirten und in einen hinteren, etwas kleineren, blassrandigen Theil, welcher im Wasser gern rundlich aufquillt. Am vorderen Pole wurde häufig eine ganz kleine, dunklere, knopfartige Verdickung bemerkbar. Den Faden liess Kölliker aus dem hintern Ende des Kernes hervorwachsen. Das Freiwerden der Samenfäden geschieht nach seinen Beobachtungen in der Weise, dass Kopf und Faden wahrscheinlich gleichzeitig nach entgegengesetzter Richtung die Zelle durchbrechen, deren Reste als kappenförmige Ueberzüge der Körper und bedeutende Anhänge der Fäden noch eine Zeit lang wahrgenommen werden können. Wesentlich an denselben Anschauungen hält Kölliker in einer späteren Darstellung fest[1]).

Eine recht eingehende Untersuchung der in Rede stehenden Verhältnisse verdanken wir Henle[2]). Er unterscheidet im Inhalte der Samencanälchen zweierlei Formen von Zellen: solche mit unregelmässigem länglichem Körper mit grossem, rundem Kern und deutlichem Kernkörperchen und die eigentlichen Samenzellen, welche wiederum in zwei Arten zerfallen. Die einen von ziemlich constanter und verhältnissmässig bedeutender Grösse, etwa 12—15 μ im Durchmesser, kuglig und auffallend granulirt mit häufig doppeltem centralem Kerne und andere von variabler Grösse (15—6 μ), abgeplatteter Gestalt, feinkörniger Oberfläche und meist excentrisch in der Wand liegenden Kernen, welche vielleicht durch Umwandlung der zur ersteren Art gehörigen entstanden und als Anfangsstadien der Köpfe der Samenkörper zu betrachten seien. Der fadenförmige Schwanz soll aus der Zelle selbst hervorwachsen. Die Vertheilung der beiderlei Zellen innerhalb der Samencanälchen liess keinerlei Regel erkennen, wenn auch die beigegebene Abbildung (Fig. 271) eines Schnittes für eine radiäre Anordnung der Samenelemente spricht.

1) Handbuch der Gewebelehre des Menschen v. A Kölliker. 1867. S. 530.

2) Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen v. J. Henle. I. Auflage 1866. S. 356. II. Auflage 1874. S. 370.



Von Sertoli[1]) wurden aus dem Inhalte der Samencanälchen verästelte und unter sich zusammenhängende, mit grossem hellen Kern und Kernkörperchen versehene, Zellenformen isolirt.

Schweigger-Seidel[2]) schliesst sich Henle's Auffassung an, indem er die Samenkörperchen „für umgewandelte einstrahlige Wimperzellen" hält, ohne jedoch eine eingehende Darstellung ihrer Entwickelung zu geben.

Grohe[3]) hält es für wahrscheinlich, dass die contractile Substanz selbstständig aus dem Zelleninhalt sich heranbilde, analog den „Sarcous elements" der Muskelzellen, und dass daneben der eigentliche Zellkern eine Zeit lang noch fortexistiren könne.

In meiner ersten Mittheilung über diesen Gegenstand[4]) habe ich die Samenentwickelung beim Meerschweinchen, Rinde, Schafe und Hunde behandelt, fand mit Kölliker, dass die Köpfe der Samenkörperchen aus den Kernen der eigentlichen Samenzellen, welche von den ein- und mehrkernigen Zellen mit grossem körnigen Kerne herzuleiten seien, entständen, während die Zellsubstanz, wie dies Henle zuerst richtig erkannt hat, zum Faden auswüchse, eine Ansicht, welche ich auch heute noch vertrete. In meiner zweiten Mittheilung[5]) habe ich die von Schweigger-Seidel gemachte Entdeckung eines auch am reifen Samenkörper wahrzunehmenden Mittelstücks bestätigt und das Zustandekommen derselben erklärt, sowie neue Beobachtungen den früher gemachten Angaben hinzugefügt.

Letzerich[6]) unterscheidet zwei Formen von Hodenzellen:

---

1) Sertoli, Dell' esistenza di particulari cellule ramificate dei canaliculi seminiferi del testiculo umano. Morgagni 1864.

2) Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Von Schweigger-Seidel. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. I 1865. S. 333.

3) Ueber die Bewegung der Samenkörper. Von F. Grohe, Virchow's Archiv Bd. XXXII. 1865. S. 426.

4) Ueber die Genese der Samenkörper. Von v. la Valette St. George. I. Mittheilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. I 1865. S. 403.

5) Ueber die Genese der Samenkörper. Von v. la Valette St. George. II. Mittheilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. III 1867. S. 264.

6) Ueber die Endigungsweise der Nerven in den Hoden der Säugethiere und des Menschen. Von Ludwig Letzerich. Virchow's Archiv Bd. XLII 1868. S. 570.

polyedrisch abgerundete, welche der Membrana propria anliegen, mit hellem, fast durchsichtigem, zart granulirtem Protoplasma und einem fein granulirten glänzenden Kerne, dann, weiter nach innen, eine oder zwei Lagen grosser, oft miteinander anastomosirender Zellen, welche mit deutlichen Membranen, grobkörnigem, dunklem Protoplasma und grossen hellen Kernen versehen seien. In diesen Zellen sollen sich, und zwar in den kolbigen Anschwellungen derselben, die Spermatozoen durch endogene Zellbildung entwickeln, während die Kerne in den schmaleren unteren Theilen der Zelle liegen blieben.

Die Zellen Sertoli's wurden von mir aufgefunden beim Stiere und Hunde und abgebildet[1]), während ich ihnen damals eine Deutung zu geben nicht vermochte.

Dieses geschah durch Merkel[2]), welcher auf Grund sehr umfassender Studien — er untersuchte menschliche Hoden aus allen Altersklassen, sowie Kater, Maus und Hund unter Anwendung concentrirter wässeriger Lösung von Oxalsäure und nachheriger Härtung in Alcohol — in jenen Zellen ein eigenthümliches Stützgewebe erkannte, welches, an einer Basalmembran mit breiten Füssen entstehend, die Hodencanälchen als Maschenwerk durchziehen soll.

Fast gleichzeitig beschrieb Boll[3]) aus dem Hoden des Igels und des Kaninchens ein, die Tubuli durchziehendes, ziemlich engmaschiges Gerüstwerk mit sehr breiten platten, fast schaufelförmigen Balken, an dessen dickeren Stellen Kerne liegen, und bestätigte somit die „Stützzellen" Merkel's. In dem zweiten der oben citirten Aufsätze giebt Merkel eine sehr genaue Darstellung der Samenentwickelung beim Menschen, dem Kater und der Maus. Er zieht dabei gegen eine von v. Ebner[4]) in demselben

1) Handbuch der Lehre von den Geweben. Von S. Stricker. 1871. S. 539.

2) Göttinger Nachrichten 1868. No. 1 S. 7. Die Stützzellen des menschlichen Hodens. Von F. Merkel, Müller's Archiv 1871. S. 1, sowie: Ueber die Entwickelungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen, v. F. Merkel. Daselbst S. 644.

3) Franz Boll, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der acinösen Drüsen. Inaugural-Dissertation. Berlin 1869. S. 21.

4) Untersuchungen über den Bau der Samencanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen. Von Victor v. Ebner. Leipzig 1871.

Jahre publicirte Arbeit zu Felde, welche ich ihrer grossen Tragweite wegen hier im Einzelnen berücksichtigen muss.

Wie man auch über die Deutung der von v. Ebner gewonnenen Resultate denken mag, seine Untersuchungen bekunden eine ebenso grosse Ausdauer, als Gewandtheit in der Präparation, sie gaben der Lehre von der Genese der Samenelemente eine neue Richtung, weiteren Forschungen einen frischen Impuls. Ueber die Darstellung seiner, nach der Abbildung auf Fig. 1 zu schliessen, höchst gelungenen Schnitte giebt er nachfolgende Vorschrift. Die in Müller'scher Flüssigkeit stark gehärteten Hodenstückchen werden durch Einschmelzen in eine Oel-Wachsmasse unter besonderen Cautelen für das Messer vorbereitet, die Schnitte selbst mit Hämatoxylin gefärbt und mit Nelkenöl oder Glycerin durchsichtig gemacht. Ein sehr geeignetes Untersuchungsobject fand er in der Ratte. v. Ebner's Schilderung trägt den Charakter einer ungemein genauen und gewissenhaften Forschung, auf deren Details ich noch später zurückkommen werde; hier will ich nur die einzelnen Punkte, welche eine fundamentale Bedeutung gewonnen haben, kurz wiedergeben.

Die der Tunica propria zunächst anliegende Wandschicht der Samencanälchen sah v. Ebner aus zwei verschiedenen Zellenarten bestehen, welche sich leicht durch die Gestalt ihrer Kerne von einander unterscheiden lassen. Während die einen runde oder elliptische, scharf contourirte, blassere Kerne mit deutlichen Kernkörperchen einschliessen, sind die andern mit dunklen, grobkörnigen, kleinern Kernen versehen, welche in den Lücken eines von der ersteren Zellenart gebildeten „Keimnetzes" eingebettet sind. Nach innen springt die Wandschicht in Zacken vor, — diese finden sich meist dort, wo die grossen Kerne liegen. Die von der Wandschicht ausgehenden Fortsätze tragen häufig ebenfalls glatte, Kernkörperchen führende, in radiärer Richtung verlängerte Kerne, welche an ihrem innern Ende zugespitzt erscheinen. Nach dem Lumen des Canälchens erscheinen dieselben verbreitert, handförmig gelappt, mit kernartigen Körpern versehen, welche an der Basis der Lappen, die in ungleicher Höhe abgehen, ihren Sitz haben. v. Ebner nennt diese Gebilde „Spermatoblasten".

Das eben geschilderte Stadium I geht in das II. über, indem sich die Wandschicht in zwei Lagen zu sondern beginnt. Die grobgranulirten Kerne rücken nämlich nach innen vor. Die

Spermatoblasten sind jetzt alle deutlich gelappt, während die darin enthaltenen kernartigen Gebilde, als die ersten Anlagen der Spermatozoidenköpfe, eine nagelförmige Gestalt angenommen haben.

Im III. Stadium wird die Wandschicht fast ausschliesslich aus dem Keimnetz gebildet und die grobgranulirten Zellen liegen in gleicher Linie mit der Basis der Spermatoblasten. Die Spermatozoidenköpfe, welche noch des Mittelstückes und Schwanzes entbehren und sich mehr der Wandschicht nähern, haben eine hackenförmige Gestalt erlangt.

Im IV. Stadium berühren sie fast überall die Wandschicht und lassen die ersten Spuren der Schwänze erkennen.

Ein V. Stadium wird dadurch charakterisirt, dass die grobgranulirten Zellen aus der Wandschicht herausgerückt sind und eine bedeutende Vergrösserung erfahren haben, die Lappen der Spermatoblasten beinahe ganz verschwunden und an ihre Stelle die Mittelstücke getreten sind.

In das VI. Stadium fällt die Abstossung der Spermatozoiden, welche durch Austreibung neuer Fortsätze vom Keimnetze aus eingeleitet wird.

Während des VII. Stadiums ist die Austreibung der Spermatozoiden vollendet, ihre Köpfe sind sämmtlich nach aussen gerichtet und deren Schwänze zu wirbelartigen Figuren gruppirt, welche in das Lumen des Canälchens hineinragen.

Das VIII. Stadium endlich lässt weder reife, noch in der Entwickelung begriffene Spermatozoiden erkennen, es führt unmittelbar auf das I. zurück.

Zwischen den Spermatoblasten liegen noch andere zellige Gebilde, deren Beschreibung ich hier nach der Darstellung v. Ebner's im Zusammenhange folgen lassen will.

Im I. Stadium folgen auf die Wandschicht am Querschnitte ein bis zwei Lagen grosser granulirter, meist unregelmässig polyedrischer Zellen, welche einen körnigen runden Kern einschliessen. Sie liegen in den Zwischenräumen zwischen den Fortsätzen, welche vom Keimnetz nach innen gehen. Häufig sieht man zweikernige Zellen dieser Art und ebensolche mit einer Einschnürung zwischen beiden Kernen.

Während des II. Stadiums zeigen sie anscheinend mehr Neigung zur Theilung, sonst keine Veränderung.

Im III. Stadium hingegen gewähren sie ein ganz anderes Bild. Sie haben sich stark vermehrt, bilden förmliche Zellenketten und schliessen, wenn auch sehr selten, 3—4 Kerne in sich ein. Letztere erscheinen jetzt blässer, homogener und schärfer contourirt. Die Grösse der Zellen hat dabei etwas abgenommen.

Das IV. und V. Stadium lässt keine Veränderung der in Rede stehenden Zellen wahrnehmen, im VI. hingegen sind sie meist in 3—4 Lagen angeordnet und messen jetzt nur 9—10 μ, ihre Kerne etwa 5 μ.

Noch kleiner werden sie im VII. Stadium, in welchem sie eine meist aus drei Schichten bestehende Zellenlage bilden. Ihr Durchmesser beträgt jetzt 8—9 μ, der der Kerne 4—5 μ.

Für das VIII. Stadium sagt v. Ebner folgendes: „Die innern kleinen Zellen sind von fast gleicher Grösse und Anordnung, wie im vorhergehenden Stadium, doch fällt auf, dass die Kerne sich in Hämatoxylin oft stark imbibiren, ähnlich wie die Spermatozoiden im I. Stadium. Nicht selten sind die Zellen von länglicher Form und die Kerne liegen dann meist excentrisch an einem Ende. „Solche Zellen sind nicht zu unterscheiden von abgerissenen Lappen der Spermatoblasten aus Samenkanälchen im I. Stadium."

Weiterhin resumirt v. Ebner die Ergebnisse seiner Beobachtungen wie folgt: „Das erste, was wir von den Spermatozoiden sehen, ist die Anlage der Köpfe als rundliche oder ovale Verdichtungen im nackten Protoplasma der Spermatoblasten, von Lappenbildung an den inneren Enden derselben begleitet. Darauf geht der Kopf durch die Nagelform in die des Hakens über, wobei sich die Lappen der Spermatoblasten verlängern. Haben sie etwas mehr, als die Länge des künftigen Mittelstückes erreicht, so beginnt die Entwickelung der Schwänze und wenig später die Differenzirung des Mittelstückes.

Kopf und Mittelstück bilden sich somit durch innere Verdichtung des Protoplasmas, während die Schwänze einfach durch Auswachsen der oberflächlichen Schichten der einzelnen Lappen entstehen.

Die Abstossung der reifen Samenkörper wird eingeleitet durch das Auswachsen der für eine neue Spermatozoidengeneration bestimmten Spermatoblasten.

v. Ebner glaubt mit Sicherheit annehmen zu können, dass die grobgranulirten Zellen, welche in den Lücken des Keimnetzes wahrgenommen werden, allmählich in die grossen Zellen der Mittelschichte übergehen und dann weiterhin sich durch Theilung in die oben erwähnten kleinen Zellen umwandeln. Während die genannten Zellen sich so metamorphosiren, entstehen in den Lücken des Keimnetzes Ersatzzellen.

v. Ebner hält diese Zellen, an welchen er allein amöboide Bewegung sah, für weisse Blutkörperchen, ihren Endstadien schreibt er theils eine secretorische, theils mechanische Bedeutung zu und stellt einen genetischen Zusammenhang derselben mit den Samenkörpern auf's Entschiedenste in Abrede.

Eben so wenig sollen die „vielkernigen Cysten“, welchen er bei der Ratte niemals, wohl aber bei der Maus begegnete, nichts mit der Spermatozoiden-Entwickelung zu thun haben. Beim Menschen stellt das Keimnetz nach v. Ebner ein stark entwickeltes Netzwerk dar mit dickeren radiär verlaufenden Balken, welche durch tangential oder unregelmässig oft bogenartig verlaufende Brücken verbunden werden, als schwammiges Gewebe, in dessen Lücken Zellen liegen. Gelappte Spermatoblasten mit Spermatozoiden wurden auch hier nicht vermisst.

Die Auffassung der Sertoli'schen Zellen als Keimstätten der Samenkörper wird von ihrem Entdecker[1]) entschieden bestritten, dagegen die ihnen von Merkel zugeschriebene Bedeutung als accessorische und secundäre Gebilde eingeräumt.

In seiner zweiten Arbeit (a. a. O.) wendet sich Merkel sehr scharf gegen v. Ebner.

Gewiss mit Recht wirft er ihm vor, die früheren Beobachtungen nicht genug gewürdigt und der Untersuchung der frischen Hodenelemente zu wenig Aufmerksamkeit zugewendet zu haben. Seine Kritik des VIII. Stadiums weist auf dessen grosse Verwandtschaft mit dem ersten hin und hebt das Widersprechende hervor, was darin liegt, dass die Endproducte der Zwischenzellen in nichts zu unterscheiden seien von abgerissenen Lappen der Sper-

1) Sertoli, Osservazioni sulla struttura dei Canalicoli seminiferi del testiculo, Communicazione preventiva. Gazetta Medica Italiana-Lombardia Ser. VI. Tom. IV. 1871. Referat von Boll. Centralblatt 1872. S. 263.



matoblasten und dennoch als eventuelle Derivate von weissen Blutkörperchen mit der Spermatogenese nichts zu thun hätten.

Hier berührt er entschieden einen wunden Fleck in der Darstellung v. Ebner's.

In derselben Arbeit giebt Merkel eine sehr genaue Beschreibung und Abbildung der Entwickelung der Samenkörper vom Menschen, dem Kater und der Maus. Beim Kater entdeckte er einen eigenthümlichen glänzenden Körper, welcher neben dem Kern der Samenzellen seine Lage habe und als Pigmenteinlagerung zu deuten sei.

Die, zwar recht gut geschriebene, doch keine neue Thatsachen beibringende Erwiederung v. Ebner's [1]) können wir hier füglich übergehen.

Volles Interesse hingegen muss eine Arbeit von Rivolta beanspruchen, welche, wie es scheint, unabhängig ist von den Forschungen v. Ebner's. Rivolta [2]) benutzte zu seinen sehr eingehenden Untersuchungen die Hoden des Hundes, vorzüglich dann auch den des Pferdes und Kaninchens, welche er durch successives Einlegen in Jodserum und verschieden diluirte Lösungen von doppelt chromsaurem Kali vorbereitete.

Es gelang ihm vermittelst dieser Methode Stückchen des Samencanälchens zu isoliren, an deren innerer Fläche Zellen anhafteten, welche nach innen gerichtete Fortsätze trugen. Zwischen denselben fand er andere, welche sich durch Kernvermehrung gegen die Axe des Canälchens hin verlängerten und in Reihen von zwei, drei oder vier Zellen zerfielen. Die der Tunica propria zunächst anliegende hielt er für die Mutterzelle, welche im Verlaufe der Entwickelung oft nur durch einen Protoplasmastrang mit ihren Tochterzellen noch in Verbindung bliebe. Auf diese Weise entstehe ein Gebilde, welches mit den v. Ebner'schen Spermatoblasten identisch zu sein scheint, wenn man die Fussplatte derselben hin-

1) Bemerkungen zu Dr. Fr. Merkel's Abhandlung: Ueber die Entwicklungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen von V. v. Ebner. Archiv f. Anatomie 1872 S. 250.

2) Sopra gli elementi morfologici contenuti nei canaliculi seminiferi del testiculo degli animali domestici per il Prof. S. Rivolta. Giornale di Anatomia, Fisiologia e Patologia degli animali. Pisa 1872. S. 74.



zurechnet. Der Ersatz der Mutterzelle würde von einer Theilung ihrer Nachbarn herzuleiten sein. Aus den oben beschriebenen Tochterzellen würden dann auch die Samencysten hervorgehen, unter welchen der Autor einfache und zusammengesetzte unterscheidet. Die ersteren sollen gleich viele Keime in sich bilden, die andern Zellen, in denen sich die Kerne entwickelten. Er unterscheidet im Ganzen drei Lagen von Samenelementen im Innern des Hodencanälchens. Das I. oder peripherische Stratum wird von den Mutterzellen („cellule ghiandolari o madri") gebildet, welche den Sertoli'schen Zellen entsprechen und nach dem Lumen des Canales hin Fortsätze aussenden, durch welche sie mit den aus ihnen hervorgegangenen Cysten in Verbindung bleiben.

Im II. Stratum liegen die Tochterzellen entweder als directe Theilproducte der ersteren Art von gleicher Gestalt, wie jene und mit ihnen verbunden oder kolbenförmig und abgerundet, mit den Mutterzellen durch einen Protoplasmastrang vereinigt. Das III. Stratum oder das centrale endlich zeigt Samencysten, welche aus dem II. Stratum durch „endogene Bildung" hervorgegangen sind, einfache oder zusammengesetzte. Aus den Kernen der Cysten sollen sich die Samenkörperchen in der Weise entwickeln, dass dieselben birnförmig werden und einen anfangs innerhalb des Kernes aufgerollt liegenden Faden austreiben, welcher nach Durchbruch der Kernmembran sowie schliesslich der der Cyste frei wird.

Eine schematisch gehaltene Zusammenstellung der nach der Natur gezeichneten Einzelbilder von Entwickelungsstadien der Samenzellen illustrirt die Abhandlung.

In demselben Jahre habe ich für das Stricker'sche Handbuch [1]) die Resultate meiner früheren Untersuchungen kurz zusammengestellt und durch einige neu gewonnene vervollständigt. Aus den Hoden der Maus beschrieb ich vielkernige Samenzellen und bemerkte, dass solche nicht anders als eine Summe einzelner aufzufassen sei. Auch gab ich über die Veränderung, welche sich am Kern bei der Umwandlung zum Kopfe wahrnehmen lassen, einige Notizen. So schilderte ich die Entstehung der Kopfkappe beim Meerschweinchen aus einem dem Kern aufsitzenden

1) Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Herausgegeben v. S. Stricker. 1871. S. 522.



Knöpfchen sowie beim Hunde die Scheidung des Kernes in einen vordern scharf contourirten spitz ausgezogenen und einen hinteren helleren, zuweilen ein bläschenartiges Gebilde zeigenden Theil.

Unter der Leitung von E. Neumann wurde von Blumberg[1]) eine Dissertation über unseren Gegenstand ausgearbeitet, welche in klarer objectiver Weise den Stand der Sache erläutert und daran eigene Beobachtungen knüpft, die geeignet erscheinen, die grosse Differenz der bisherigen Meinungen zu vermitteln. Seine Untersuchungsmethode schliesst sich mit einigen gewiss zweckmässigen Aenderungen der v. Ebner's an, doch scheint er, wie dieser, die Untersuchung des lebenden Gewebes zu sehr in den Hintergrund gestellt zu haben.

Blumberg neigt sich im Allgemeinen der Auffassung von Ebner's zu, möchte jedoch die Bezeichnung Spermatoblasten noch auf die Zellen des Keimnetzes ausdehnen, da die Samenkörper producirenden Fortsätze einen integrirender Theil der letzteren bilden und keine selbstständigen Gebilde darstellen. Die von Ebner'schen Stadien reduzirt er auf fünf. Im ersten tritt die Lappenbildung auf, im zweiten zunächst am Stiele eine Verdichtung des körnigen Protoplasma's, im dritten zunächst der Schwanzfaden aus, im vierten differenziren sich die Mittelstücke, im fünften endlich verkleben die fertigen Spermatozoiden zu Bündeln und rücken der Wand näher.

Die Spermatoblasten betrachtet er als einfache Epithelzellen, welche schon im fötalen Zustande präexistiren, mit den Jahren grösser und grösser werden, bis sie zuletzt durch die Lappenbildung die Eigenschaft der Spermatozoiden-Production sich angeeignet haben.

Auch den runden Hodenzellen hat Blumberg Berücksichtigung geschenkt und sich bemüht, sie wieder als Samenzellen zur Geltung zu bringen.

Die durch v. Ebner versuchte Deutung derselben als ausgewanderte weisse Blutkörperchen hält er für hinfällig.

Er statuirt somit einen zweifachen Entwickelungsmodus der Samenkörper — aus Spermatoblasten und aus Rundzellen.

---

1) Ueber die Entwickelung der Samenkörperchen des Menschen und der Thiere. Von Albert Blumberg. Königsberg i. Pr. 1873.



Neumann[1]) tritt in der Hauptsache den Angaben v. Ebner's bei, nur betrachtet er die „Spermatoblasten" nicht als Fortsätze des „Keimnetzes", sondern als Theile der Epithelzellen des Samencanälchens und schlägt vor, je eine derselben nebst ihrem Fortsatze als Spermatoblast zu bezeichnen und verwirft die Merkel'schen „Stützzellen".

Wir haben nunmehr einer Arbeit zu gedenken, welche neben andern neuen trefflich beobachteten Thatsachen über den Bau des Hodens auch dem Inhalt der Samenwege einer eingehenden Untersuchung widmet.

V. Mihalkovics[2]) schliesst sich den Angaben v. Ebner's und Neumann's an, hält übrigens das Stützsystem für ganz verschieden von den Spermatoblasten und glaubt, dass man es bezüglich des ersteren mit einem durch die Gerinnung der zähflüssigen Zwischensubstanz entstandenen Kunstproducte zu thun habe. In gleicher Weise deutet er das Zustandekommen des v. Ebner'schen Keimnetzes. Im Uebrigen fand er die Spermatozoenentwicklung so, wie sie v. Ebner beschreibt und erkennt wie Neumann in den Spermatoblasten besondere Modificationen der äusseren Zellenschicht. Er schildert darnach die Bildung derselben beim Hoden des Katers, der, zu Schnittpräparaten besonders geeignet, durch Injection von 1% Ueberosmiumsäure in die Lymphgefässe und Erhärtung in Alcohol vorbereitet und unter Glycerin untersucht wurde.

Die Zwischenzellen (runde Hodenzellen) sieht er als indifferente Gebilde an, welche zur flüssigen Zwischensubstanz werden. Merkel[3]) dagegen will sich ganz bestimmt davon überzeugt haben, dass die runden hellen Hodenzellen, noch ehe sie sich in die Taschen der Stützzellen legen, bereits die ersten Stadien der Entwickelung durchmachen. Sind diese, characterisirt durch Verdickung der Kernmembran und Bildung des bekannten Kern-

---

1) Centralblatt für die medizinischen Wissenschaften. 1872. S. 881. Ueber die Entwickelung der Samenfäden. Zweite vorläufige Mittheilung. Von Prof. C. Neumann.

2) V. v. Mihalkovics: Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. Aus dem physiologischen Institute zu Leipzig. Abdruck aus den Berichten der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften 1873. S. 217.

3) Erstes Entwickelungsstadium der Spermatozoiden. Von Fr. Merkel. Centralblatt f. d. m. Wissensch. 1874. No. 5. S. 65.



knöpfchens, beendet, so setzen jene Zellen nach Merkel mit den Stützzellen die Zellenstöcke zusammen, worauf die Umwandlung des Kernes in den Kopf der Spermatozoiden erfolgt.

Auf Anregung von Landois, welcher, gestützt auf eigene Untersuchungen, zu ganz ähnlichen Resultaten gelangt war wie v. Ebner, wurde von C. Klas[1]) über unsern Gegenstand eine recht fleissige Dissertation ausgearbeitet.

Klas fand nach Behandlung des Hundehodens mit einer von Landois zusammengesetzten Erhärtungs-Flüssigkeit, welche weniger eingreifend als die Müller'sche zu wirken scheint, dreierlei Stadien der Spermatoblasten oder nach Landois „Samenähren": solche ohne wesentlichen Inhalt, andere, welche zu Bündeln angeordnete Samenfädenschwänze zeigen, während Kopf nebst Mittelstück des Spermatozoiden noch in dem ihm zugefallenen Spermatoblastenlappen schlummert, sowie eine dritte Form, welche durch Spermatoblasten nach Abstossung des Spermatozoiden repräsentirt werden soll, mit halbmondförmigen Ausschnitten an den oberen Enden als Defecte des Protoplasmas, dadurch zu Stande gekommen, dass die Köpfe nebst Mittelstücke der Samenfäden aus dem Protoplasma ausgezogen seien und dabei ein geringes Quantum ihrer Umgebung bei der Abstossung mit sich genommen hätten.

Klas steht somit ganz auf dem Boden v. Ebner's und Neumanns. Der Spermatoblast repräsentirt nach ihm eine grosse cylinderförmige Wimperzelle. Die runden Hodenzellen hält er ebenfalls für indifferent und nennt sie Samensaft- oder Samenflüssigkeitszellen. Meinen Auffassungen tritt der Verfasser entgegen auf Grund seiner, im gewissen Sinne recht gelungenen Präparate, deren Deutung leider durch schlechte lithographische Wiedergabe erschwert wird.

In einer weiteren Publication theilt uns Merkel[2]) die Resultate erneuter Untersuchungen mit. Er studirte zunächst unter Anwendung von Humor aqueus als Untersuchungsflüssigkeit die schon von Kölliker und mir beschriebene eigenthümliche Formveränderung, welche die Umwandlung des Kernes der Samenzelle in den Kopf des Samenkörpers einleitet und fand die, jenem schon

1) Ueber die Entwickelung der Spermatozoiden. Inaugural-Dissertation von Casimir Klas. Greifswald 1874.

2) Erstes Entwickelungsstadium der Spermatozoiden. Von Fr. Merkel. Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock 1874. S. 22.



bekannte Sonderung des Kerninhaltes in zwei Theile durch Anwendung wasserentziehender Medien bestätigt. Neu und interessant ist die Beobachtung eines Nebenkernes an der Samenzelle des Kaninchens, wie ein solcher zuerst von mir bei Wirbellosen beschrieben und durch Balbiani und Andere bestätigt wurde. Die Bedeutung dieser Protoplasmaanhäufung blieb räthselhaft. In Betreff seiner „Stützzellen" beharrt Merkel auf seinen früheren Angaben und hebt gegen v. Mihalkovics hervor, dass dieselben mit dem v. Ebner'schen Keimnetze plus „Spermatoblasten" identisch seien, tritt auch sehr entschieden der Auffassung jenes Forschers entgegen, wonach dieselben durch Gerinnung entstanden sein könnten.

Die Stützzellen des menschlichen Hodens, welche sich durch ihre Beständigkeit von denen der Thiere auszeichnen sollen, würden unter sich durch Ausläufer vereinigt und trügen ihre Kerne mehr oder weniger central. Er formulirt die durch seine Arbeiten gewonnenen Thatsachen dahin, dass die „runden Hodenzellen" sich zu Spermatozoiden umwandeln sollen, die Stützzellen an der Genese der Samenelemente nur indirect dadurch betheiligt seien, dass sie in ihren Ausbuchtungen die erste Art während ihrer Metamorphose, nachdem die ersten Stadien derselben im freien Zustande zurückgelegt seien, beherbergten, dass also zur völligen Ausbildung der Samenkörper die Einlagerung der runden Zellen in die Höhlen der Stützzellen erforderlich seien.

Henle[1]) tritt in der zweiten Auflage seines Lehrbuches den Angaben Merkel's bei. Er unterscheidet aus dem Inhalte der Samencanälchen zweierlei Zellformen: die Stützzellen von Merkel und die Samenzellen, welche, in den Nischen der Stützzellen eingelagert, die Entwickelung zu Samenkörpern durchmachen. Er giebt dazu eine Abbildung von Stütz- und Samenzellen aus dem Hoden des Stieres.

In einer Arbeit von J. Bloch[2]) wird die Samenentwickelung verschiedener Thiere und des Menschen einer erneuten Prüfung unterzogen, welche ihn zu dem Schlusse führte, dass bei den

---

1) Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 1874. Bd. II. L. II. S. 370.

2) Ueber die Entwickelung der Samenkörper der Menschen und Thiere von Isidor Bloch, Inaugural-Dissertation. Prag 1874.



Säugethieren die Samenkörper nur aus dem Kern der ein- oder mehrkernigen Cysten ohne Betheiligung des Protoplasmas, sich bildeten.

Eine weitere Bearbeitung des in Rede stehenden Gegenstandes haben wir den fortgesetzten Untersuchungen C. Neumann's [1]) zu danken. Als Object der Beobachtung diente ihm der Rattenhoden, welcher, in Müller'sche Flüssigkeit eingelegt, nach einigen Wochen resp. Monaten zu Zerzupfungspräparaten unter Glycerin meist unter gleichzeitiger Benutzung des Hämatoxylin's als Färbungsmittel verwendet wurde.

Neumann fand die „Wandschicht" als eine aus polygonalen Zellen mit ovalem Kern und deutlichem Kernkern gebildete zusammenhängende Membran. In das Protoplasma dieser Epithelien seien v. Ebner's „grob granulirte Zellen" eingelagert. Die grösseren Zellenformen liessen, als Fussplatten, nach innen gerichtete Fortsätze ausgehen, schlanke Säulen von beträchtlicher Länge mit seitlichen concaven Ausschnitten. Beide unter sich organisch zusammenhängende Gebilde seien als Spermatoblasten aufzufassen. Die Vorgänge in der Entwickelung der Fortsätze, nachdem dieselben gegen die Axe des Canals hin in einzelne Lappen zerfallen sind, werden eingehend beschrieben und mit der v. Ebner'schen Darstellung in Uebereinstimmung gebracht, die Entwickelung der Samenkörper aus einer freien Kernbildung, vom Kerne der Spermatoblasten unabhängig, hergeleitet. Doch glaubt der Verfasser, dass die aus den Fortsätzen hervorwachsenden Lappen zum Theil als selbständige kleine Zellen sich ablösen könnten, um später entweder dem Untergange entgegen zu gehen, oder vielleicht ebenfalls eine Umbildung zu je einem Samenfaden zu erfahren, wodurch die Meinungsverschiedenheit der Autoren einen Weg des Ausgleiches fände.

Unter den „Rundzellen" unterscheidet Neumann die vorher schon erwähnten in die Fussplatten der Spermatoblasten eingedrückten „grob granulirten Zellen" und grössere, welche zwischen den Zellsäulen eingeschaltet liegen. Uebergangsformen zwischen diesen und kleineren noch weiter nach innen gelegenen zellartigen Gebilden wurden nicht beobachtet. Letztere hält er für abgelöste Spermatoblastenlappen, denen er die eben besprochene Bedeutung einräumen will.

---

1) Untersuchungen über die Entwicklung der Spermatozoiden. Von C. Neumann. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XI. 1875. S. 304.

In Uebereinstimmung mit den bei der Ratte beschriebenen Befunden fand Neumann die Entwickelungsvorgänge im Hunde- und Kaninchenhoden. Beim Menschen soll die Fussplatte kernlos sein und in einen Zellkörper übergehen, in dessen oberen Theil die Samenkörper mit ihren Köpfen eingepflanzt seien. Ein solcher Spermatoblast führe einen oder zwei mit Nucleolus versehene Kerne und in deren Umfang eine grössere Zahl gelblicher fettglänzender Körnchen. Daneben fand er die hellglänzenden pigmentfreien und viel augenfälligeren Rundzellen. Der Ansicht von v. Mihalkovics, wonach die verästelten Zellen Sertoli's und Merkel's, sowie das Keimnetz v. Ebner's als Gerinnungsproducte aufzufassen seien, wird mit Entschiedenheit widersprochen.

In einer zweiten vorläufigen Mittheilung[1]), für deren gütige Uebersendung ich dem Verfasser bestens danke, theilt Sertoli die Ergebnisse einer neuen Untersuchungsreihe über die Structur der Samencanälchen und die Entwickelung der Samenkörper — „nemaspermi" — vieler Säugethiere und insbesondere der Ratte mit.

Er unterscheidet im Innern der Samencanälchen vier verschiedene Arten von Zellen „Cellule germinative, Cellule seminale, Nematoblasti, Cellule ramificate".

Die ersteren bilden, der membrana propria dicht anliegend, eine einfache Lage, das „strato germinativo" und bestehen aus rundlichen Elementen mit spärlichem Protoplasma und grossem hellen Kernkörperchen führenden Kerne, welche letztere einfach und doppelt vorkommen und Zeichen der Theilvermehrung an sich tragen. Sie umgeben zu zwei oder drei kranzförmig die peripheren Enden der „cellule ramificate" und bilden so ein Netz, in dessen Maschen diese an der membrana propria anliegen. In Strecken des Samencanälchens, wo die Samenkörper entwickelt sind, rücken die Keimzellen nach der Achse vor und werden zu Samenzellen. Darauf bilden sich von der Innenfläche der membrana propria aus neue Keimzellen in der Form schöner Sternzellen, welche sich bisher der Beobachtung entzogen haben, ein homogenes, wenig durchsichtiges Protoplasma zeigend, welches einen grossen glänzenden granulirten Kern umschliesst.

1) Sulla struttura dei canalicoli seminiferi del testiculo studiata in rapporto allo svilappo dei nemaspermi. Seconda comunicazione preventiva del professore E. Sertoli. Gazetta Medica Italiana Lombardia No. 51. Milano 1875. Referat von Boll im Centralblatt 1876. No. 27, S. 483.



Diese Zellen vermehren sich, rücken an einander, werden kleiner, rund und damit zu Samenzellen, wie diese schon länger bekannt sind und als „Nematoblasti" in einer von Sertoli recht eingehend beobachteten Weise die Samenkörper entstehen lassen.

Zuerst soll das Kernkörperchen aus dem Kern verschwinden um vielleicht neben demselben im Protoplasma wieder aufzutreten. Dann verlängert sich die Zelle in den Faden, welcher sich selbständig bewegt. Der Kern rückt an das entgegengesetzte Ende, wird länglich und zeigt am freien Pole eine verdickte Contour und eine kleine Spitze, welche sich verlängert und hakenförmig umbiegt, während der Nebenkern verschwindet. Durch die Umwandlung des Kernes entsteht der Kopf des Samenkörpers, während das Protoplasma sich in den Schwanzfaden auszieht. Dieselben Entwickelungsphasen beobachtete Sertoli an zusammengesetzten d. h. mehrkernigen Nematoblasten. Er kommt zu dem Schlusse, dass die Samenzellen für sich bestehende Elemente und nicht als abgelöste Stücke der verästelten Zellen zu betrachten seien.

In Betreff dieser letzteren bezieht er sich lediglich auf seine früheren Mittheilungen. Er findet sie als Drüsenepithel im ganzen Samencanälchen auch bei Untersuchung des Präparates unter humor aqueus.

Wo das stratum germinativum gut entwickelt ist, erreichen die peripherischen Enden dieser Zellen nur mit einem kleinen Theile die Canalwandung, wo jene als Samenzellen nach innen gerückt sind, berühren sie einen grösseren Theil der Innenfläche. Das centrale Ende der verästelten Zellen soll bei gehöriger Erhärtung Nischen zeigen, deren Form von der Gestalt, respective dem Entwickelungsgrade der darin eingebetteten Nematoblasten abhängig sei, ohne dass diese mit ihnen in irgend einer genetischen Beziehung ständen.

Im Anschluss an die Beobachtungen Merkels über eigenthümliche Erscheinungen, welche die Umwandlung des Kernes der Samenzellen zum Kopfe der Samenkörper begleiten, hat von Brunn[1]) diese Vorgänge zum Gegenstande sehr genauer Untersuchungen gemacht. Er fand, dass die Kopfkappe ebenso wie die Differenzirung im Kern als etwas allen Säugethierspermatozoen

---

1) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper von A. von Brunn. Archiv f. mikroskop. Anatomie 1876. Bd. XII. S. 528.

während der Entwicklung zukommendes zu betrachten sei, dagegen der von Merkel sogenannte „Spitzenknopf“ keine genetische Beziehung zu der Protoplasmaanhäufung in der Samenzelle erkennen lasse.

Krause [1]) schildert in seinem Handbuch der Anatomie den Bau der Hodenkanälchen sowie die Entwickelung ihres Inhaltes in eingehender Weise. Auf dem Boden der v. Ebner'schen Spermatoblastentheorie stehend, lässt er das Innengewebe der Samencanälchen sich aus einem von „Spermatoblasten“ gebildeten Balkennetze aufbauen. Es sollen diese grosse ovale abgeplattete Kerne enthalten mit grossem nucleolus und hellem Inhalte. In den „Spermatoblasten“ würden sich die Köpfe der Samenkörper wahrscheinlich durch vielfache Kerntheilungen entwickeln.

Krause unterscheidet drei Stadien der Samenbereitung. In dem ersten erscheinen die freien, nach innen convex hervorragenden, mehr kugligen Enden der Spermatoblasten sehr kurz und niedrig. Im zweiten ragen sie mit breiten handförmig gelappten, durch Ausläufer scheinbar unter einander verbundenen, kolbigen Endigungen in radiärer Richtung in das Lumen der Samencanälchen hinein, enthalten scharf gerandete, Kernkörperchen führende, Kerne, oder bei stärkerer Lappenbildung mehr weniger entwickelte Samenfädenköpfchen, deren Schwänze nach dem Lumen des Kanales gerichtet sind. Im dritten Stadium endlich würde das Balkennetz der Spermatoblasten, scheinbar netzförmig verbunden, das ganze Innere der Canälchen durchziehen.

Die bekannten grossen Zellen mit grob granulirtem Kern hält Krause für abgelöste „Ersatzzellen“; scheinbare Mutterzellen, sowie vereinzelte Hodenzellen, welche Entwickelungsstufen von Samenkörpern erkennen lassen, für abgetrennte Theile von Spermatoblasten.

Auch Frey [2]) bekennt sich in der neuesten Auflage seines Lehrbuches zur Spermatoblasten-Theorie und verwirft nach Untersuchung des Rattenhodens, über den er auch Abbildungen bringt, alle früheren entgegenstehende Ansichten.

Durch Menzel [3]) wurde der Inhalt einer Spermatocele unter-

---

1) Allgemeine und mikroskopische Anatomie von W. Krause. 1876. S. 254.

2) Grundzüge der Histologie von H. Frey. 1875. S. 198. Desselben Lehrbuch der Histologie und Histochemie 1876. S. 608.

3) A. Menzel, Ueber Spermatozoen nach Studien an einer Spermato-

sucht und gefunden, dass die Köpfe der Samenkörper des Menschen unter Umständen eine höchst deutliche Querstreifung zeigen, die Fäden jedoch ausnahmslos vom Kern ausgehen, während die Samenzellen sich lebhaft bewegen und lange fadenförmige Fortsätze bilden sollen.

In neuester Zeit hat Toldt[1]) eine Darstellung der Samenentwickelung gegeben, welche diese allerdings, wie v. Ebner, von den „Spermatoblasten" herleitet, jedoch in anderer Beziehung von dem genannten Forscher abweicht. Im ruhenden Zustande des Hodens fand er die Drüsenzellen im Ganzen rundlich, zu drei bis sechs Schichten übereinander gehäuft an der Canalwand, grösser, deutlicher granulirt, schärfer abgegrenzt und dort eine „Wandschicht" repräsentirend. Auf diese einfache oder doppelte Zellenschicht würden nach einwärts noch zwei oder mehrere Lagen kleiner rundlicher Zellen mit undeutlicheren Contouren folgen, die sogenannten indifferenten Zellen. Zwischen diesen sei eine dickflüssige, bei den gewöhnlichen Härtungsmethoden körnig gerinnende Flüssigkeit angesammelt. Aus jener Wandschicht sollen sich im Zustande der Thätigkeit des Organs durch Verlängerung nach dem Canallumen zu die Spermatoblasten hervorbilden, welche in der von v. Ebner beschriebenen Weise ohne Betheiligung des Zellkernes die Samenkörper producirten. Der Fusstheil der Spermatoblasten bilde demnach eine Parthie des v. Ebner'schen Keimnetzes. Er spricht sich übrigens dahin aus, dass sowohl in Betreff des Baues der gewundenen Hodencanälchen, als wie namentlich in Hinsicht des Entwickelungsmodus der Samenfäden die Verhältnisse noch nicht ganz klargestellt und daher die Anschauungen der Histologen noch sehr getheilt seien.

Im Begriffe die Acten über den vorliegenden Gegenstand, der mich länger, als mir selbst lieb, beschäftigt hat, zu schliessen, erhalte ich durch die Güte des Verfassers eine Abhandlung[2]), welche zur Lösung der schwierigen Fragen, welche unser Thema bietet, eine nicht geringe Bedeutung in Anspruch nehmen darf.

---

cele. Archiv für klinische Chirurgie von von Langenbeck. 1877. Bd. XXI. S. 518.

1) Lehrbuch der Gewebelehre, bearbeitet von Carl Toldt 1877.

2) Sulla struttura dei canalicoli seminiferi dei testicoli studiata in rapporto allo sviluppo dei nemaspermi per E. Sertoli. I. Struttura dei canalicoli seminiferi e sviluppo dei nemaspermi del ratto. Torino 1878.

Sertoli, der durch seine Entdeckung der verästelten Hodenzellen die erste Anregung zur Erforschung des feineren Baues der Hodenkanälchen gab, theilt uns die Resultate sehr eingehender und genauer Forschungen mit über die Samenkanälchen der Ratte und die Entwickelung der Samenkörper dieses schon von Ebner und Andern als höchst geeignetes Untersuchungsobject benutzten Thieres.

Er unterscheidet zunächst in der Ausbildung der Rundzellen, aus denen er ausschliesslich die „nemaspermi" hervorgehen lässt, zu fertigen Samenkörpern drei Perioden.

Die erste beginnt mit der Verlängerung der Zellsubstanz zum Schwanzfaden und der Verschiebung des Kernes gegen einen Pol der Samenzelle.

Die zweite umfasst die Umwandlung des Zellenkernes zum Kopfe des Samenkörpers, zu welcher Zeit das Protoplasma noch die Verbindung zwischen Kopf und Faden vermittelt.

In der dritten Periode endlich erlangen die Samenkörper ihre völlige Entwickelung.

Der Faden vereinigt sich durch die Bildung des Mittelstückes mit dem Kopfe, das Protoplasma schwindet mehr und mehr, die bekannten Anhänge im Bereiche des Mittelstückes bildend, die Samenkörper sind zu strahligen Bündeln vereinigt, welche die Kopfenden der Peripherie des Canälchens, die Schwänze dessen Lumen zukehren.

Es fällt diese Periode zusammen mit dem Beginn einer neuen Generation, welche in derselben Weise fortschreitet.

Diese verschiedenen Entwickelungsphasen sind räumlich auf einzelne Strecken des Canälchens vertheilt.

Die tunica propria der Samencanälchen beschreibt Sertoli in Uebereinstimmung mit v. Ebner und v. Mihalkovics als zusammengesetzt aus platten, polyedrisch aneinander gelagerten Zellen, in deren Lücken jedoch an einzelnen Stellen noch besondere Elemente vorkommen.

Was nun den Inhalt der Hodencanälchen betrifft, so wird dieser wesentlich von zwei Zellenarten gebildet, von denen die einen, der secretorischen Bedeutung der Drüsen fern stehend, einen untergeordneten Charakter besitzen und vom Autor als feste Zellen, („cellule fisse") bezeichnet werden, während die andere Art, in fortwährender Umwandlung und Erneuerung begriffen, als die Träger der eigentlichen Drüsenthätigkeit zu betrachten sei.

Die festen Zellen sind diejenigen, welche von Sertoli bereits im Jahre 1865 als „cellule ramificate“ beschrieben wurden.

Sie bilden nach ihm das Epithel des Canälchens, besitzen eine cylindrisch-conische Form und sind radiär im Hodencanälchen angeordnet in der Weise, dass das dickere Ende peripherisch liegt, das verschmälerte, lang ausgezogene, die Begrenzung des Canallumens bildet.

An ihren Basalenden stehen sie, und das unterscheidet sie von einem gewöhnlichen Cylinderepithel, nur an kleinen Stellen ihrer Oberfläche mit einander in Verbindung. Zwischen diesen und die einzelnen von einander trennend liegen die Zellen der zweiten Art.

Bei genügender Erhärtung zeigen die Fortsätze der verästelten Zellen, welche in das Lumen des Canälchens hineinragen, ausgezackte Kanten, welche kleine Hohlräume oder Nischen begrenzen, deren Grösse den ihnen anhängenden Gebilden entspricht.

Die zweite Art von Zellen wird nach Sertoli von Elementen gebildet, welche in fortwährender Umwandlung begriffen sind und deshalb von ihm mit dem Namen „cellule mobili“ bezeichnet werden. Sie liegen an der Peripherie, zwischen den Zellen der ersten Art eingeschoben, durchlaufen eine Reihe von Veränderungen, welche in der Bildung von Samenkörpern ihren Abschluss finden, und repräsentiren die wichtigsten Phasen ihrer Umwandlung als „cellule germinative“, „cellule seminifere“ und „nematoblasti“.

Die Keimzellen finden sich an der Peripherie in Berührung mit der Membran des Canälchens zwischen dieser und dem Epithel, wo sie eine einfache Lage, das stratum germinativum bilden.

Von ihnen lassen sich alle andern Zellen, welche den Inhalt des Hodencanälchens ausmachen, herleiten, mit Ausnahme der Epithelzellen.

Das stratum germinativum entspricht jedoch nicht dem Keimnetz v. Ebner's. Dieses wird durch die Sertoli'schen festen oder Epithelzellen repräsentirt, während jenes aus den Zellen sich zusammensetzt, welche v. Ebner als runde mit dicken körnigen Kernen versehene Gebilde, in die Lücke seines Keimnetzes eingebettet, beschreibt.

Für die Keimzellen nimmt Sertoli zwei Stadien ihrer Entwickelung an.

Im ersten Stadium bilden sie schöne sternförmige Zellen,

welche mit der Innenfläche der tunica propria in Berührung stehen. Sie besitzen ein dunkles Protoplasma, welches sich leicht durch Carmin färben lässt und einen grossen hellen runden granulirten Kern umgiebt.

In ihrer Gesammtheit stellen sie ein mehr oder weniger regelmässiges Netz dar, welches der tunica propria aufliegt und die Epithelzellen in seine Maschen aufnimmt, doch so, dass beide Zellenarten die membrana propria berühren.

Die Keimzellen sind nicht gleichmässig vertheilt auf die ganze Länge eines Hodencanälchens.

An Stellen, wo die II. Periode der Samenzellen beginnt, sollen sich jene spärlich finden, während gegen das Ende derselben ihre Zahl sich vermehrt, sodass sie am Anfange der III. Periode ein dichtes Netzwerk bilden würden. In der III. Periode der Samenzellen sind sie am zahlreichsten und gehen über in ihr zweites Stadium.

Sie stellen nunmehr kleine runde Elemente dar, gebildet von einem spärlichen Protoplasma, welches einen relativ grossen hellen granulirten Kern umhüllt. Aus ihren Dimensionen geht hervor, dass die Keimzellen durch Theilung und Vermehrung kleiner geworden sind, wobei sie ihre Form dahin verändern, dass sie ihre Fortsätze verlieren, wie sich durch Uebergangsstadien constatiren lässt.

Sie bilden noch immer ein Netz, doch von zahlreicheren Elementen, welches in seinen Maschen die peripheren Enden der Epithelzellen aufnimmt.

Es sind dieselben Zellen, welche nach v. Ebner in den Maschen seines „Keimnetzes" liegen und von weissen Blutkörperchen abzuleiten seien, welche Vermuthung auch Sertoli bespricht und weiter ausspinnt.

In ihrem II. Stadium gehen die Keimzellen über in die Samenzellen, cellule seminifere. Diese sollen eine Entwickelungsreihe von drei Perioden durchlaufen.

Im ersten Stadium sind es noch kleine runde Elemente mit wenig Zellsubstanz und einem grossen runden Kerne an der Peripherie des Canälchens, die Basalenden der Epithelzellen einschliessend, jedoch etwas weiter nach innen gerückt.

Das zweite Stadium zeigt diese Zellen, in Kern und Proto-

plasma vergrössert, noch immer ein einfaches Stratum bildend, welches den peripherisch gelegenen Zellgebilden aufliegt.

Das dritte Stadium der Samenzellen wird durch grosse protoplasmareiche membranlose Zellen dargestellt, von sehr veränderlicher Gestalt, mit einem oder zwei Kernen, die einen oder viele Kernkörperchen enthalten, versehen. Es bilden diese Zellen eine Doppellage um die Körper der Epithelzellen und werden begleitet von Samenzellen des I. Stadiums und Samenkörpern in ihrer II. Periode der Entwickelung.

Während die Samenzellen im zweiten Stadium stets einen Kern zeigen, begegnet man im dritten Stadium solchen, welche zwei, drei und mehrere nuclei enthalten.

Durch fortgesetzte Theilung und Verkleinerung wandeln sie sich um in die Nematoblasten.

Auf diese sehr sorgsame und umfassende Darstellung des Inhaltes der Hodencanälchen in situ lässt der Verfasser eine ebenso ausführliche Beschreibung der einzelnen Entwickelungsstadien der Samenkörper folgen, welche sich durchaus den von mir gemachten Angaben anschliesst. Besondere Aufmerksamkeit hat er dem von mir zuerst bei Wirbellosen beobachteten Nebenkern gewidmet, welcher jedoch, wie auch schon Merkel gefunden, bei den Säugethieren in keiner Beziehung zu der Entwickelung des Schwanzfadens zu stehen scheint. Was die Einlagerung der Samenelemente in die Körper der „Epithelial-“ oder „Stützzellen“ Merkel's betrifft, so weicht er von dem genannten Autor darin ab, dass er die Nischen dieser Zellen nicht als eine präformirte, sondern erst durch den Vorgang der Einlagerung selbst entstandene passive Bildung ansieht. In gleicher Weise tritt er der Ansicht v. Ebner's entgegen, dass das Vorrücken der fertigen Samenkörper gegen das Lumen des Canälchens hin durch eine Neuentwickelung von „Spermatoblasten“ bedingt werde, indem er die Persistenz der centralen Fortsätze der Epitelzellen statuirt.

Nachdem der Verfasser die von ihm angenommenen acht verschiedenen Entwickelungsphasen der Samenkörper in ihrer Aufeinanderfolge in einem bestimmten Abschnitt des Hodenkanälchens durch ein Diagramm sehr anschaulich dargestellt, wendet er sich gegen den Begründer und die Verfechter der Spermatoblasten-Theorie.

Seine Einwände ergeben sich aus den oben mitgetheilten, von

ihm angegebenen Thatsachen und den daraus abgeleiteten Folgerungen. Ich verzichte deshalb auf die Wiedergabe derselben, da ich ohnehin an die Nachsicht meiner Leser appelliren muss, wenn mein Referat über Sertoli's Arbeit etwas gar ausführlich geworden ist. Der Werth der Abhandlung, sowie der Wunsch, ihren Inhalt einem grössern Kreise der deutschen Fachgenossen zugänglich zu machen, mögen mich rechtfertigen.

Ein Theil der Formelemente der Hodenkanälchen von den verschiedensten Säugethieren ist in jüngster Zeit durch Afanassiew[1]) einem eingehenden Studium unterzogen worden. Die Objecte wurden einige Tage in Müller'sche Flüssigkeit eingelegt, darauf die Schnitte ausgewaschen und mit einer ammoniakalischen Lösung von Eosin gefärbt. Auch wurden besonders schöne Präparate durch Maceration des Stierhodens in einer einprocentigen Lösung von doppelt chromsaurem Kali oder Ammoniak gewonnen.

Es fand nun Afanassiew im Zwischenraume zwischen der abgelösten tunica propria und dem Inhalte der Canälchen ein Netz grosser sternförmiger Zellen, welche mit einander durch ihre langen Fortsätze anastomosirten. Sie blieben bald auf der membrana propria haften, bald mit dem übrigen Inhalte der Samencanälchen in Verbindung oder waren freigelegt. Es stellen diese Zellen feine homogene Plättchen dar, von sternförmiger Gestalt, mit mehreren Fortsätzen versehen und einem Kern mit stark glänzendem Kernkörperchen. Im Profil erscheinen sie als spindelförmige Körperchen, mit einer kleinen, dem Kern entsprechenden, Erhöhung in der Mitte.

Es soll demnach an der inneren Fläche der membrana propria sich ein Netz sternförmiger Zellen vorfinden — eine Art membrana propria reticulata, welches viele Aehnlichkeit zeige mit den Netzen sternförmiger Plattenzellen, welche in den acinösen Drüsen beschrieben worden sind.

Weder seien die in Rede stehenden Zellen mit den „Stützzellen“ Merkel's, noch mit dem v. Ebner'schen „Keimnetze“ zusammenzubringen, jedoch identisch mit den „cellule germinative“ Sertoli's, wenn ihnen auch die diesen vom genannten Autor zugeschriebene Function bestritten wird.

---

1) R. Afanassiew, Untersuchungen über die sternförmigen Zellen der Hodenkanälchen und anderer Drüsen, Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XV. H. II. S. 200. Taf. XI.



Eine mit höchster Sorgfalt ausgeführte Tafel begleitet die interessante Abhandlung.

Methoden der Untersuchung.

Wohl wenig histologische Objecte bieten so grosse Schwierigkeiten für die mikroskopische Erforschung dar, wie der so überaus zarte und veränderliche Inhalt der Hodencanälchen.

Vor Allèm ist die Erkenntniss der verschiedenen Formelemente, welche denselben bilden, in absolut frischem Zustande unter durchaus indifferenten Medien erforderlich. Unter diesen verdient Augenflüssigkeit, von demselben Thiere entnommen, unbestritten den Vorzug.

Jodserum, in einer dem Objecte anpassenden Concentration, thut ebenfalls gute Dienste.

Dem lebendfrischen Zustande kommen am nächsten Präparate, welche kurze Zeit (2–3 Stúnden) mit 0,1% Lösung von Ueberosmiumsäure oder mit einer solchen von molybdänsaurem Ammoniak zu 5% (2—3 Tage) behandelt worden sind.

Unter den Flüssigkeiten, welche die Gewebe in situ erhärten und schnittfähig machen, fand ich absoluten Alcohol am geeignetsten, vorausgesetzt, dass die Objecte in frischestem Zustande eingelegt werden. Zur Beobachtung wurden sie unter verdünntes Glycerin gebracht, ebenso wie die in Müller'scher Flüssigkeit erhärteten. Die concentrirte Oxalsäure lässt sich bei diesen Untersuchungen mit Vortheil, wenn mit Vorsicht, verwenden.

Mit Chromsäure und ihren Verbindungen hergestellte Präparate geben, da sie die einzelnen Gewebselemente sehr gut in continuo erhalten, für diesen Zweck vortreffliche Bilder, doch muss man die, wie ich später zeigen werde, in hohem Grade merkwürdigen Veränderungen, welche diese Conservirungs-Medien hervorrufen, genau studiren, um irrige Deutungen des Gesehenen zu vermeiden.

Wo eine Einbettung für nöthig befunden wurde, gab ich der Glycerin- oder Gummi-Gelatine den Vorzug vor Paraffin, Oel, Wachs oder Seife.

Zur Tinction verwandte ich Carmin, Eosin und mit Vorliebe Hämatoxylin in ganz schwacher Färbung.

Beobachtungen.

Stier.

Ich beginne mit der Darstellung der Verhältnisse, welche ich, als auf dieses Thema bezüglich, an dem Hoden des Stieres und etwa sechs Wochen alten Kalbes zu ermitteln vermochte. Diese Untersuchungsobjecte kann ich durchaus empfehlen, da sie ebenso leicht zu beschaffen sind, wie geeignet, die Grundzüge meiner Auffassung von der Entwickelung der Samenelemente klar zu legen. Wie bei allen folgenden, entnahm ich die Präparate aus der Nähe der Oberfläche der Drüse.

Zerzupft man ein solches Hodenstückchen des Kalbes unter Augenflüssigkeit, wobei sich die ca. 0,052 mm dicken Canälchen auf's Leichteste isoliren lassen, so sieht man, dass dieselben zwei Umhüllungen besitzen. Nach innen liegt eine 0,001 mm dicke membrana propria, welche durchaus homogen und kernlos erscheint (Fig. 1 m p). Ihr aufgelagert finde ich kernhaltige Fasern, welche sich durch Zerren mit Präparirnadeln leicht ablösen lassen (Fig. 1 z), sodass nur die starre Basalmembran übrig bleibt.

Die Versilberung des Präparates lässt eine sehr schöne Endothelzeichnung auf dieser Haut erkennen, deren Linien stark geschlängelt verlaufen, ca. 0,012 mm breite scheinbare Maschen begrenzend. Färbung habe ich dabei auch angewendet, doch keine Kerne gesehen.

Unter der völlig durchsichtigen membrana propria gewahrt man, in eine spärliche helle Protoplasmamasse eingebettete, Kerne (Fig 1 F z) von runder oder ovaler Form, 0,005—0,010 mm gross, mit glänzenden ein-, zwei- oder mehrfachen Kernkörperchen. Sie erfüllen, häufig eine radiäre Anordnung andeutend, das ganze Lumen des Canälchens.

Zwischen ihnen liegen in unregelmässigen Abständen 0,010—0,017 mm grosse Kerne, mit einem oder mehreren stark lichtbrechenden Kernkörperchen versehen. Um den Kern herum — und dieses unterscheidet sie auf den ersten Blick von ihren Nachbarn — lässt sich stets eine dickere Lage nach aussen scharf abgegrenzten Protoplasma's unterscheiden (Fig. 1 und 9 S g).

Dergleichen Zellkörper erreichen die Grösse von 0,019 mm.

Entleert man durch Druck oder Zerzupfen den Inhalt eines

Canälchens, so treten zunächst freie Kerne zu Tage (Fig. 1 k) und dazwischen Protoplasmatropfen.

Doch lassen sich auch hie und da Kerne unterscheiden, welche von einem Hofe amöboider Zellsubstanz umgeben werden (Fig. 1 Fz), in gleicher Weise Zellen der grossen Art, denen dieselbe vitale Eigenschaft zukommt (Fig. 1 Sg).

Auch einzelne Protoplasmaklümpchen ohne Kern sind zu selbständiger Bewegung befähigt (Fig. 1 p).

Beide Arten der oben beschriebenen Zellen scheinen sich durch Theilung weiter zu vermehren. Man sieht nämlich vielfach solche mit mehreren Kernkernen, eingeschnürten und doppelten Kernen (Fig. 2, 3, 4).

Nach etwa dreitägigem Einliegen in Müller'scher Flüssigkeit werden die Kerne der kleineren Zellenart körnig; einzelne Zellen lassen sich isoliren (Fig. 5, 6), behalten dabei ihre kuglige Form, oder erscheinen sternförmig, zuweilen unter sich zusammenhängend (Fig. 7). Gar häufig erhärtet das die Kerne umschliessende Protoplasma als eine homogene zusammenhängende Masse, in welcher die Kerne eingebettet liegen. Die Zellcontouren können in solchem Falle vollständig verschwinden (Fig. 8).

Der in absolutem Alcohol gehärtete und mit wässerigem Glycerin untersuchte Kalbshoden lässt beide oben characterisirte Zellformen leicht unterscheiden. Man sieht an solchen Präparaten sehr deutlich, wie die grossen Zellen ringsum von einer Lage kleinerer umhüllt werden (Fig. 9).

Ich nenne jene die Ursamenzellen oder Spermatogonien, diese die Follikelzellen. Beide Zellenarten zusammen bilden das Keimlager. Die Begründung dieser Bezeichnungen behalte ich mir vor.

Wird der dem frischen Hodenschnitt des erwachsenen Thieres entquillende Saft unter Augenflüssigkeit untersucht, so gewahrt man ein sehr buntes Bild von zelligen Elementen, welche zum grössten Theile mit der Entwickelung der Samenkörper in Verbindung gebracht werden müssen.

Ich will dieselben hier in der Reihenfolge besprechen, wie ich sie durch anderweitige Beobachtungen im genetischen Verhältniss zu den Samenkörpern stehend erkannt zu haben glaube.

Zunächst begegnen uns Kerne, hell und klar von ca. 0,014 mm Grösse und einem stark lichtbrechenden bis zu 0,003 mm dicken Kern-

kernen, eingebettet, der Fläche nach, in ziemlich regelmässiger Lagerung in eine granulirte Substanz (Fig. 10). Zellencontouren wurden nur vereinzelt an mit solchen Kernen versehenen, freien Zellen wahrgenommen (Fig. 11). Derartige Zellen zeigten auch wohl zwei Kerne (Fig. 13) oder auf den Kern radiär zulaufende Fäden (Fig. 11). Eine isolirte Zelle mass 0,021 mm, ihr Kern 0,012 mm, der eckige Kernkern 0,003 mm.

Eine zweite Art von Zellen fällt durch ihren grossen grobgranulirten Kern auf (Fig. 15). Zwischen diesen und jenen finden sich anscheinende Uebergangsstufen, welche einen Kern mit grösserem Kernkörperchen in der Mitte, umgeben von kleineren Körnchen, zeigen (Fig. 14). Alle diese Zellen bekunden amöboide Bewegung. Die der letzteren Art kommen auch zwei-, drei- (Fig. 16) und vielkernig vor (Fig. 17, 18) und bilden in diesem Falle Zellencomplexe, den sogenannten Riesenzellen ähnlich, aus einer geringeren oder grösseren Anzahl von Kernen und einer dem entsprechenden Summe von Protoplasma, in welches jene eingebettet sind, bestehend. Derartige Zellenhaufen treten nun in der verschiedensten Grösse auf, wohl in gleicher Linie mit dem betreffenden Entwicklungszustande oder, in Folge mechanischer Einwirkung, als abgerissene Theile grösserer Complexe. Auch diese nenne ich der Kürze wegen Spermatogemmen, da es ihnen ohnehin nicht immer anzusehen ist, wieweit sie unvollständig sind. Man findet sie gerade beim Stier in jedem Präparate und kann ausser den beschriebenen, welche granulirte Kerne enthalten, noch eine ganze Reihe anderer nach der Beschaffenheit ihrer Kerne unterscheiden. Eine Form, welche sich meiner Meinung nach an jene anschliesst, ist die, deren Kerne hell und durchsichtig erscheinen, meist mit zwei glänzenden Kernkörperchen versehen (Fig. 19).

Es bildet diese offenbar den Uebergang zu einer solchen, wo die Kernkerne einfach erscheinen (Fig. 20). Bei einer anderen, welche ich darauf folgen lassen will, sind die Kerne ganz hell, dagegen fängt das Protoplasma an körniger zu werden (Fig. 21). Diese Zellhaufen zeigen in den vorherbeschriebenen Stadien in toto amöboide Bewegung (Fig. 17, 20), können desshalb nicht von einer Membran eingeschlossen werden.

Ich nenne sie desshalb nicht Spermatocysten, sondern Samen-Knospen oder -Sprossen, Spermatogemmen.

Meist ist ihre Gestalt eine sphärische, welche jedoch wohl

erst dann entsteht, wenn sie von jedem Seitendrucke befreit sind, häufig auch oval; in natürlicher Lage gewiss cylindrisch, anfangs dicker, später dünner, säulenartig in radiärer Richtung nach der Achse des Canälchens hinstrebend; unter Einwirkung erhärtender Reagentien erscheinen sie oft sehr dünn und langgestreckt (Fig. 24).

Auf dieses Stadium folgt ein weiteres, in welchem die Zellkerne die bekannten Erscheinungen darbieten, welche ihren Uebergang in den Kopf des Samenkörpers bekunden, Verdickung der einen Hälfte des Kernes und Auftreten eines kleinen Knöpfchens am oberen Rande. Die Fäden treten dabei, zu einem Büschel vereint, aus dem Zellhaufen hervor, während die Körner im Protoplasma zahlreicher und deutlicher geworden sind (Fig. 22). Im folgenden Stadium finden wir die Köpfe der Samenkörper, ebenso die Fäden entwickelt und nur noch Protoplasmareste im Bereiche des Mittelstückes anhängend (Fig. 23), aus welchen dann die vollendeten Samenkörper — Spermatosomata — hervorgehen.

Zuweilen sah ich diese, noch in einem Bündel vereint, eingebettet mit ihren Köpfchen in eine mehr oder weniger lange Säule von dunkelkörnigem Protoplasma, welches am anderen basalen Ende einen grossen hellen, mit glänzendem Kernkörperchen versehenen Kern umschloss (Fig. 25).

Alle diese eben beschriebenen Veränderungen können eben sowohl an vereinzelten Zellen oder der Spermatocyten, wie ich sie nenne, beobachtet werden und hier viel leichter und häufiger. Diese Schilderung bezieht sich auf lebende, mit Ausnahme von Fig. 24, d. h. unter dem Mikroskope Bewegungserscheinungen darbietende Elemente.

Sehr verschiedene Bilder hingegen liefern die in Erhärtungsflüssigkeiten vorbereiteten Präparate.

Am wenigsten verändert das Einlegen in Ueberosmiumsäure von 0,5 — 0,1 % oder in molybdänsaures Ammoniak von 5 %. Sehr eingreifend wirkt hingegen die Müller'sche Flüssigkeit. Wie ich schon oben bei der Beschreibung der Formelemente aus dem Canälchen des Kalbshodens bemerkte, lässt sie das mehrere Kerne umschliessende Protoplasma leicht zu einer homogenen Masse erstarren. Die Kerne selbst werden dabei dunkelkörnig und schrumpfen, sodass sie in Hohlräumen oder Nischen des Protoplasma's eingelagert erscheinen. Eine Reihe derartig veränderter Spermatocyten habe ich auf Fig. 26 — 30 dargestellt. Man wird

im Hinblick darauf eine früher gemachte Bemerkung gewiss begründet finden.

Nachdem ich die einzelnen Formelemente des Inhaltes der Samencanälchen unter dem Einfluss der verschiedensten Reagentien genau studirt hatte, kam es mir darauf an, ihr gegenseitiges Lageverhältniss innerhalb des Canälchens zu erforschen.

Ich verwandte dazu feine, aus der Hand geführte Schnitte von Hodenstückchen, welche in Müller'scher Flüssigkeit, Ueberosmiumsäure oder absolutem Alkohol erhärtet waren. Letzteren gebe ich, wie schon bemerkt, den Vorzug, weil in ihnen die constituirenden Elemente am wenigsten durch das erhärtende Agens verändert erscheinen. Sie wurden, nach Tinction mit den bekannten Färbemitteln, unter wässerigem Glycerin untersucht.

Von Canälchen, welche in der Längsachse durchschnitten waren, erhielt ich sehr instructive Oberflächenbilder. Ein solches habe ich auf Fig. 37 abgebildet.

Man sieht hier die Kerne der Spermatogonien (S g), umgeben von einem Kranze von Follikelkernen (F z), während die Zellcontouren verwischt sind. In der Tiefe treten die dunkelkörnigen grossen Zellen hervor (Scyt). Schnitte, welche im rechten Wirbel auf die Achse geführt werden, zeigen zunächst die Spermatogonienkerne in regelmässigen Abständen, welche durch je einen Follikelkern unterbrochen werden, der membrana propria dicht anliegend (Fig. 32 und 33 S g und F z); über ihnen liegen in zwei oder mehreren Schichten, oft zu Haufen zusammengeballt (Fig. 32 und 33. Scyt.), grosse grobgranulirte Zellen. Von den ursprünglichen Spermatogonien aus und mit diesen, wie mich verschiedene andere Präparate belehrten, eng verbunden, erhebt sich, zwischen den grossen Zellen mit körnigem Kern hindurchtretend, je eine Protoplasmasäule, welche sich weiter nach der Achse hin zu einer unverkennbaren Spermatogemme verbreitert (Fig. 32 und 33 S g). Je nach der Entwickelung der Kerne erscheint der Fuss der Samenknospe kürzer und dicker oder länger und schmäler.

Der kundige Leser wird leicht ersehen, dass ein Theil dieser Beobachtungen mit den Angaben Kölliker's [1]) über Entwickelungs-

---

1) Z. f. w. Z. Bd. VII. 1856. S. 262 u. f. Taf. XIII, Fig. 1 und 2.



zustände von Samenkörpern aus dem Stierhoden, sowie mit eigenen, an andern Stellen [1]) mitgetheilten, übereinstimmt.

Kölliker's Samencysten sind offenbar identisch mit den von mir so benannten Spermatogemmen. Die Entwickelung der Kerne derselben, deren „Scheidung in einen vorderen dunklen contourirten und einen hinteren etwas kleineren blassrandigen Theil, welcher in Wasser gern rundlich aufquillt“ und die knopfförmige Verdickung des oberen Kernrandes hat er bereits genau beschrieben und abgebildet (S. 265), wie er auch schon der „Spermatoblasten“ gedenkt mit den Worten: „Die äusseren Zellen der Samencanälchen sind der Sitz eines lebhaften Vermehrungsprocesses, indem dieselben, die zum Theil ausgezeichnet grosse Kerne mit mächtigen nucleolis besitzen, fortwährend sich theilen. So entsteht von diesem Bildungsheerde aus mehr nach innen zu eine ziemlich dicke Lage blasser, zarter, in Wasser äusserst veränderlicher Zellen, in welchen dann erst die Bildung der Samenfäden statt hat.“

Merkel giebt auf Taf. II Fig. 10 a. a. O. eine Abbildung von Stützzellen des Stierhodens aus Müller'scher Flüssigkeit. Es repräsentirt dieselbe zwei Spermatogemmen aus einem Stadium, welches zwischen dem von mir auf Fig. 32 und Fig. 33 abgebildeten liegt, verändert durch den Einfluss der Erhärtungsflüssigkeit. Ich habe dieselben Bilder oft genug vor Augen gehabt und kann deren treue Wiedergabe constatiren, wie sehr ich auch die Deutung derselben als „Stützzellen“ bestreiten muss.

Widder.

Um nicht schon Mitgetheiltes zu wiederholen, kann ich mir die Beschreibung der frischen Samenelemente ersparen und will nur hier einige auf Fig. 34 — Fig. 36 abgebildete Schnittpräparate erläutern.

Der tunica propria anliegend, fand ich wiederum zwei Zellarten, solche mit grossem rundlichem hellen Kern, welcher ein oder mehrere stark glänzende Kernkörperchen führte und alternirend mit diesen, welche deutlich eine Umhüllung von Zellsubstanz erkennen liessen, runde glatte fein granulirte Kerne, die, wie mir schien, zu Zellen gehörten, welche die erstere Art umschlossen,

1) A. f. m. A. B. I. 1865. S. 408. Taf. XXIV, I. Stricker's Handbuch d. m. A. S. 526 u. f.



indem sie sich zwischen diese einschieben: Spermatogonien- und Follikelzellen. Weiter nach innen sah ich Zellhaufen aus grossen oder kleineren Zellen mit stark granulirten Kernen versehen. In einzelnen Präparaten, so Fig. 35, hatte es entschieden den Anschein, als ob die Follikelzellen, zu einer zarten Membran vereinigt, jenen Zellhaufen — Spermatogemmen — eine Umhüllung verliehen.

Afanassiew giebt a. a. O. eine sehr schöne und gewiss ebenso correct ausgeführte Darstellung des Längs- und Querschnittes von Hodencanälchen des Schafbockes. Leider bin ich augenblicklich nicht in der Lage, seine Untersuchung nach der angegebenen Methode nachmachen zu können, da es mir an frischem Material fehlt und ich die Publication dieser Arbeit nicht länger aufschieben will.

Wenn ich es wagen darf, eine Deutung der von ihm beschriebenen Zellen zu versuchen, so möchte ich diese mit den von mir schon beschriebenen und noch mehrfach zu erwähnenden Formen der Spermatoblasten und Follikelzellen in Verbindung bringen, welche in freiem Zustande rund, in situ erhärtet, sternförmig erscheinen. Ich sage: mit beiden Formen, denn unter den von dem genannten Forscher abgebildeten lassen sich grössere Zellen mit helleren stets ein grösseres Kernkörperchen führenden Kernen erkennen, welche durchaus der Beschreibung entsprechen (Fig. 16, Fig. 4), daneben jedoch auch kleinere mit granulirten Kernen (Fig. 2 und Fig. 3). Ich selbst habe niemals andere, als die von mir geschilderten zwei Zellenarten, dicht an der tunica propria anliegend, gefunden, überlasse jedoch gern die Feststellung der Identität dem genannten Autor, womit sich dann die Frage nach ihrer Bedeutung von selbst erledigen wird.

Hengst.

Der frische, dem lebenden Pferde entnommene Hoden, sowie eingelegte Stücke desselben gaben mir sehr erwünschtes Untersuchungsmaterial. Auf Fig. 37 bis 43 habe ich eine Reihenfolge von Spermatogemmen in fortschreitender Entwickelung zusammengestellt. Die Fig. 44 zeigt an einem Schnitte aus Müller'scher Flüssigkeit aus grobgranulirten Spermatocyten bestehende Samenknospen, dazwischen Follikelkerne und in der Mitte einen Haufen von Spermatocyten im Stadium von Fig. 34. Auf Fig. 45 sehen

wir den langausgezogenen Fuss einer Spermatogemme mit weit von der tunica propria abgerücktem Kerne, eine Erscheinung, welche für das Pferd characteristisch zu sein scheint. Fig. 46 lässt an dem Stückchen eines Schnittes aus Alcohol Spermatogonien, Follikelkerne und die Andeutung einer Follikelhaut wahrnehmen, welche die Spermatocyten einzuschliessen bestimmt zu sein scheint.

Kaninchen.

Von dem noch nicht geschlechtsreifen Thiere habe ich aus Alcohol Präparate gewonnen, welche das Verhältniss zwischen den Ursamen- und Follikelzellen auf's Schönste erkennen liessen und auf Fig. 52 und 53 abgebildet.

Dass sich die ersteren innerhalb des Follikelzellenbettes vermehren, lässt sich wohl aus Fig. 47 erschliessen. Die Figuren 48 — 51 stellen verschiedene Formen von Spermatogonien dar von erwachsenen Kaninchen, wie sie nach kurzem Einlegen in molybdänsaurem Ammoniak von 5 % erschienen, die offenbar durch ihre gegenseitige Aneinanderlagerung bedingt wurden. Fig. 54 — 49 sind frischen, zum Theil in amöboider Bewegung begriffenen (Fig. 56) Spermatogemmen nachgebildet. Fig. 60 zeigt uns eine fast reife Spermatogemme aus Ueberosmiumsäure, ebenso Fig. 62 eine solche aus molybdänsaurem Ammoniak. Die auf 61 abgebildete gehört dem II. Stadium der Spermatocyten an.

Meerschweinchen.

Das Meerschweinchen giebt eins der besten Objecte ab zum Studium der Entwickelung der Samenelemente, da letztere bei diesem leicht zu beschaffenden Thiere sehr gross und von charakteristischer Form sind. Aus diesem Grunde wurde es bereits früher von mir empfohlen und verwandt, wo es galt, die Entstehung des Samenkörperchens aus den entsprechenden Zelltheilen herzuleiten, ein Gegenstand, den ich, als abgethan, in dieser Abhandlung ganz bei Seite lasse.

Die Untersuchung der Hodencanälchen eines neugeborenen Meerschweinchens unter Augenflüssigkeit gewährt nur unvollkommenen Einblick in die Beschaffenheit ihres Inhaltes. Man sieht an einzelnen Stellen die Contouren grösserer Zellen und ihres Inhaltes, was dazwischen liegt, ist nicht weiter zu differenziren. Setzt man jedoch einen Tropfen sehr verdünnter Essigsäure hinzu,

so verändert sich das Bild mit einem Schlage. Die grosskernigen Zellen treten sehr deutlich hervor und zwischen ihnen andere kleinere. Die Kerne der membrana propria fallen durch ihren Glanz stark ins Auge (Fig. 64). Die Samencanälchen des jungen Thieres liessen nach kurzer Einwirkung einer Lösung von Arg. nitric. zu 0,1 % eine sehr deutliche Endothelzeichnung auf ihrer Oberfläche erkennen, von 0,008 mm bis 0,007 mm weiten, meist polygonalen Maschen, durch scharfe wellige Linien begrenzt (Fig. 65).

Vom erwachsenen Thiere erhielt ich in frischem Zustande sehr gute Bilder der beiden, der membrana propria anliegenden, Zellarten (Fig. 66 a, b), desgleichen aus Müller'scher Flüssigkeit (Fig. 67 und 68).

Bei einer unter Jodserum beobachteten Spermatogonie konnte ich deutlich erkennen, dass die Kernkerne partielle Verdickungen der Kernmembran bilden, demnach wohl als Niederschläge auf dieser aus dem flüssigen Kerninhalte zu betrachten sind. Auf Fig. 70 bis 74 habe ich frische Spermatogemmen in verschiedenen Entwickelungsstadien abgebildet. Auch fand ich Spermatocyten mit dem zuerst von mir bei Arthropoden und Mollusken auf- und durch Merkel bei den Säugethieren mehrfach wiedergefundenen „Nebenkern" (Fig. 75).

Fig. 76 und 77 zeigen Spermatogemmen, welche anscheinend von einer feinen Membran, wie ich annehmen möchte, der Follikelhaut umhüllt werden, Fig. 78 stellt eine Spermatogonie dar zwischen zwei Follikelkernen, darüber zwei grobgranulirte Spermatocyten.

Wanderratte.

Von Mus decumanus habe ich einige Präparate abgebildet, welche mir besonders instructiv erschienen. So auf Fig 79 eine Spermatogonie zwischen vier Follikelzellen liegend, von der Fläche gesehen auf Fig. 80 eine offenbar in der Vermehrung begriffene Ursamenzelle. Fig. 81 zeigt die bei tieferer Einstellung sichtbaren grobgranulirten Zellen, Fig. 82 eine Spermatogonie aus dem II. Stadium in situ und, wie mir scheint, von der Follikelmembran umhüllt, Fig. 83 die alternirenden Ursamen. und Follikelzellen auf der membrana propria.

Bezüglich der relativen Maassverhältnisse will ich noch bemerken, dass ich hier die Spermatogonienkerne 0,012 mm, die

Follikelkerne 0,007 mm bis 0,008 mm, die Kerne der grobgranulirten Zelle 0,012 bis 0,014 mm fand.

Ratte.

Die hierorts noch, wenn auch selten, vorkommende Mus rattus lieferte mir eine grosse Reihe sehr brauchbarer Objecte, welche meist in absolutem Alcohol oder Müller'scher Flüssigkeit gehärtet und durch Einbettung in Glycerin-Gallerte schnittfähig gemacht worden waren.

Zunächst konnte ich mich davon überzeugen, dass auch hier, zunächst der membrana propria aufliegend, zwei Zellarten alterniren: die Ursamen- und Follikelzellen (Fig. 88 und 89). Im ersten Stadium der Entwickelung der Samenelemente findet eine gewaltige Theilvermehrung der Spermatogonien Statt, wobei die Theilproducte grösser als die ursprünglichen Ursamenzellen selbst werden können und durch ihre grob granulirten, oft noch ein grösseres Kernkörperchen führenden Kerne, leicht in die Augen fallen. Es sind dies die sogenannten grob granulirten Zellen. Sie wachsen als Zellhaufen in das Lumen des Canälchens hinein — Spermatogemmen im I. Stadium —. Nach aussen hin werden sie von einer feinen Haut umgeben und gegen einander abgegrenzt. An einzelnen Stellen, besonders an der Basis der Follikelhaut, sieht man in dieser Membran noch die vielfach beschriebenen Follikelkerne. Die Fig. 84 wird das Mitgetheilte erläutern.

Andere Schnitte zeigten mir Folgendes. Ueber der Schicht von Ursamen- und Follikelzellen lagen grobgranulirte in geringerer oder grösserer Zahl, über diesen Spermatocyten mit kleinen hellen, meist ein Kernkörperchen zeigenden Kernen, an manchen Präparaten zu deutlich erkennbaren, von einer feinen Membran umhüllten, Spermatoblasten zusammengeballt, und, im Viereck stehend, zwischen diesen verschiedenen Gewebselementen, reife Spermatoblasten, deren Fuss einen Spermatogonienkern umschloss (Fig. 85, 86, 87, 90).

Ich denke, dass ich jetzt in der Darstellung der gewonnenen Thatsachen weit genug gekommen bin, um sie meiner Auffassung nach zu definiren. Ist doch gerade die „Ratte", ob mus decumanus oder rattus bleibt bei den meisten Autoren fraglich, thut auch nichts zur Sache, als ein sehr geeignetes Untersuchungsobject, seit dem Vorgange v. Ebner's, zum Ausgangspunkte der sich auf diesem Felde bewegenden Untersuchungen geworden.

Die beiden Zellenarten, welche der Innenfläche der membrana propria anliegen, sind ursprünglich so angeordnet, dass die grössere Art, die Ursamenzellen, mit der kleineren Art, den Follikelzellen alternirt. Es würde dieses Lageverhältniss von der Fläche gesehen sich etwa durch folgendes Schema versinnlichen lassen

Sg. Fz. Sg. Fz.
Fz. Sg. Fz. Sg.
Sg. Fz. Sg. Fz.
Fz. Sg. Fz. Sg.

und demnach je eine Spermatogonie von mindestens vier Follikelzellen umschlossen werden.

Damit soll nicht ausgeschlossen sein, dass durch Lücken in diesem Doppelnetze die Ursamenzellen unter sich durch protoplasmatische Verbindungsbrücken mehr oder weniger in Zusammenhang bleiben können. Auch gegen das Lumen des Canälchens hin überziehen die Follikelzellen je eine Ursamenzelle.

Mit dem Beginn der sexuellen Thätigkeit des Hodens und während der Dauer derselben in gewissen Abschnitten des Canälchens geht von der Spermatogonie ein energischer Proliferationsprozess aus. Ihr Kern wird maulbeerförmig grobkörnig und zerfällt durch fortschreitende Furchung, welcher das Protoplasma mehr oder minder folgt. Auf diese Weise erkläre ich mir die in das Lumen des Canälchens hineinwachsenden Zellsprossen oder, wie ich sie genannt habe, die Spermatogemmen. An der Basis einer jeden Spermatogemme bleibt ein Kern, von einem Protoplasmahofe umgeben, liegen, ebenfalls Abkömmling der Ursamenzelle. Mit der Ausbildung der Samenknospen geht nun die Vermehrung der Follikelzellen Hand in Hand. Wie diese früher die Spermatogonien einschlossen, so umhüllen sie jetzt in Gestalt einer dünnen, oft sehr schwer erkennbaren Haut, die Spermatogemmen und schliessen dieselben gegeneinander ab. Diese schwindet jedoch mit der Reife der Samensprosse, wenigstens am centralen Ende, während sie an der Fusssäule länger zu persistiren scheint. Die Spermatogemme selbst wird zusammengesetzt aus dem in seiner ursprünglichen Gestalt mit hellem Kern und glänzendem Kernkörperchen zurückbleibenden Derivat der Spermatogonie, welches ich der Kürze wegen auch mit demselben Namen (Sg) bezeichnet habe, und den sich in den oben beschriebenen Phasen zu fertigen Samenkörpern entwickelnden Spermatocyten. Die der membrana propria anliegenden

Follikelzellen halten den Fuss der Samenknospe in seiner Lage. Ob die an dieser Stelle zurückbleibende Zelle, respective deren Kern, eines weiteren Vermehrungsprocesses noch befähigt ist, lasse ich dahingestellt sein. Im Fortschritte ihrer Entwickelung wird die Spermatogemme länger und schmäler; ihr Fuss zieht sich aus, durch die jüngeren Nachbaren immer mehr und mehr eingeengt, sodass er zuletzt nur als dünner Stiel erscheint. Es treten nämlich gleichzeitig mehrere Generationen von Spermatogemmen in die Erscheinung, welche successive ihren Spermatocyten-Inhalt zur Reife bringen. Man sieht deren an ein und demselben Schnitte drei gleichzeitig auftreten, welche sich, um ein Stadium heraus zu greifen, in folgender Weise differenziren: a Spermatogemmen mit grobgranulirten Zellen, b solche aus kleinen Zellen mit hellerem Kern bestehend und z reifere Spermatogemmen mit Samenkörpern.

Ihre Flächenanordnung stelle ich mir etwa in folgender Weise vor:

a	z	a	z	a	z
b	a	b	a	b	a
a	z	a	z	a	z
b	a	b	a	b	a
a	z	a	z	a	z
b	a	b	a	b	a

Zeichnet man Quadrate um die betreffenden Buchstaben, so würden die Follikelzellen in deren Linien und hauptsächlich in ihre Kreuzungspunkte einzufügen sein. Ich gebe dieses Schema nur zur besseren Versinnlichung, ohne behaupten zu wollen, dass es immer in dieser Regelmässigkeit zu Grunde gelegt zu werden braucht. Vergleicht man übrigens damit die Figur 87 z. B., so lässt sich erkennen, dass die fertigen Spermatogemmen stets im Viereck oder, wenn, wie bei dieser Figur, die vordere im Schnitte weggefallen ist, im Dreieck stehen. Dazwischen liegen die zwei andern jüngeren Generationen. In früheren oder späteren Stadien wechselt natürlich das Bild; der Modus der Anordnung bleibt jedoch derselbe. Auch scheint die Zeitdauer der Entwickelung für die einzelnen Phasen nicht gleich; ich glaube, dass die grob-

granulirten Zellen längere Zeit brauchen zur weiteren Ausbildung, als die reiferen Spermatocyten zum Uebergange in Samenkörper. Es würde dies damit in Zusammenhang gebracht werden können, dass sie erst durch fortgesetzte Theilung die Spermatocyten vorbereiten müssen. Es sind dies, wenn auch nicht unwichtige, jedoch, insofern es sich um Feststellung des Gesetzes der Spermatogenese handelt, immerhin nebensächliche Momente, da es Thiergruppen giebt, bei denen ich in je einem bestimmten Hodenabschnitt stets alle Spermatogemmen in demselben Entwickelungsstadium antreffe.

Es ist mir wohl bewusst, dass die Resultate meiner Untersuchungen, so sehr sie im Einklange stehen mit dem von mir bei früheren Gelegenheiten Mitgetheilten, durchaus nicht übereinstimmen mit dem, was andere und gewiss sehr bewährte Forscher über dieses schwierige Thema bisher publicirt haben. Umsomehr glaube ich verpflichtet zu sein, durch ein besonderes Eingehen auf deren Arbeiten die Gegensätze zu vermitteln, die, wie ich glaube, nur scheinbaren Widersprüche zu lösen und darf wohl vorausschicken, dass ich mir selbst kaum für einen Punkt in den Angaben meiner Vorgänger die Erklärung, wie sie zu dieser oder jener Deutung gekommen sind, schuldig geblieben bin, auf Grund derselben, mit denselben Mitteln hergestellten, Bilder, aus denen sie ihr Facit gezogen haben.

Unter denen, welchen vorzüglich die Ratte als Untersuchungsobject gedient hat, ist es zunächst v. Ebner, dessen Angaben wir besondere Berücksichtigung widmen müssen.

Die „Wandschicht", welche v. Ebner beschrieb als aus einer körnigen Masse bestehend, in welche runde oder elliptische, scharfcontourirte blasse Kerne mit deutlichen Kernkörperchen und daneben runde grobgranulirte Kerne eingebettet sind, ist identisch mit dem von mir als aus Spermatogonien und Follikelzellen zusammengesetzt beschriebenen Keimlager. Die Fortsätze, welche von diesem Keimlager nach dem Centrum des Canälchens verlaufen und in verbreiterte gelappte Enden auslaufen, die „Spermatoblasten" v. Ebner's, sind nichts Anderes als meine Spermatogemmen in den Endstadien ihrer Entwickelung. Als die erste Anlage der Spermatozoiden sollen die Köpfe als rundliche oder ovale Verdichtungen im nackten Protoplasma der „Spermatoblasten" erscheinen. Dem Autor sind offenbar alle früheren Stadien

der Spermatogenese, die ich doch von isolirten Samenzellen so ausführlich beschrieben hatte, entgangen. Er hätte gewiss besser daran gethan sich diese Bilder vor Augen zu führen, als meine Angaben zu bekritteln. Wenn ihm die Erklärung, dass auch bei vielkernigen Samenzellen jeder Samenfaden aus einer besonderen Zelle entstehe, „etwas eigenthümlich klingt", so zeigt das mir, dass ihm für die Deutung frischer Objecte, weil er deren Untersuchung vernachlässigt, das Verständniss abging.

Doch will ich nicht mit ihm darüber rechten, da er nach der anderen Seite hin durch vortreffliche Situspräparate seine Vorgänger überflügelt hat.

Jene selbst nun sind in Zeichnung und Beschreibung getreu wiedergegeben, wenn ich auch mit deren Deutung nicht übereinstimmen kann.

Seine Darstellung gipfelt in dem Satze: „Die Entstehung der Spermatozoiden geschieht endogen in den Lappen der Spermatoblasten ohne Betheiligung eines Zellkernes."

Diesem Ausspruche muss ich nach meinen Erfahrungen entgegentreten in allen seinen Consequenzen, will jedoch in Bezug auf die Einzelheiten, um des geneigten Lesers Geduld nicht allzusehr in Anspruch zu nehmen, auf das oben Mitgetheilte verweisen.

Der Hypothese, dass die grobgranulirten Zellen der Wandschicht — meine „Follikelzellen" — aus dem Blute stammen, kann ich durchaus nicht beistimmen. Sie gehören von Anfang an zum Gewebe der Samencanälchen, entstehen und vermehren sich mit diesem. Dagegen glaube ich gern, dass sie zeitweise nach innen vorrücken, d. h. durch Theilung sich vervielfältigen um die Spermatogonien und Spermatogemmen zu umkleiden.

Die Zellen, welche in den inneren Lagen der Samencanälchen vorkommen, beschreibt v. Ebner ganz richtig, kennt auch ihre Entwickelung von granulirtkernigen zu plattkernigen, weiss jedoch über ihr endliches Schicksal nur, dass aus ihnen die Spermatozoiden gewiss nicht hervorgehn. Offenbar ein Rückschritt, früheren richtigen Beobachtungen und Deutungen, wozu ich auch die meinigen zu zählen mir erlaube, gegenüber. Dasselbe gilt von v. Ebner's Auffassung der sogenannten vielkernigen Cysten, welche ebensowenig etwas mit der Spermatozoidenentwickelung zu thun haben sollen.

Merkel, dessen Arbeiten ich hier des Zusammenhanges wegen anführen muss, obwohl sie sich nur zum Theil auf die Ratte

beziehen, bringt die älteren richtigen Beobachtungen über die Genese der Samenkörper aus je einer Zelle durch sehr correcte Nachuntersuchungen wieder zu Ehren und erweitert sie durch neue Thatsachen, welche die Art dieser Entwickelung betreffen. Er verwirft damit v. Ebner's Ansicht über die Entstehung der Samenelemente aus den „Spermatoblasten". Die radiär angeordneten Zellen in den Hodencanälchen sollen vielmehr den eigentlichen Samenzellen zur Stütze und zum Schutze dienen und werden desshalb von Merkel „Stützzellen" genannt, eine durchaus neue Auffassung, welcher Sertoli beitritt und damit die v. Ebner'sche nicht für zutreffend erklärt.

Als eifriger Verfechter der Spermatoblasten-Theorie tritt dann Neumann auf. Seine Beobachtungen sind genau, seine Zeichnungen correct, die Untersuchungsmethode zweckmässig, jedoch zu einseitig, weil er augenscheinlich zu wenig Werth auf das legt, was andere vor ihm gesehen.

Die peripherische Schicht der Samencanälchen beschreibt er durchaus richtig und ergänzt dadurch die v. Ebner'sche Darstellung, stimmt diesem im Uebrigen vollständig bei, indem er als „gesicherte Thatsache" gelten lässt, dass die erste Anlage der sich entwickelnden Spermatozoiden in lappenförmigen Anhängen sich zeige, welche mit den senkrecht nach innen gerichteten Fortsätzen der Epithelien der Samencanälchen in unmittelbarer Verbindung sich befände.

Blumberg sucht die Divergenz der Meinungen dadurch zu vermitteln, dass er eine doppelte Art der Bildung der Samenkörper für möglich hält: aus Spermatoblasten und aus runden Zellen.

v. Mihalkovicz findet die Spermatozoenentwickelung im Grossen und Ganzen so wie sie v. Ebner beschreibt und schliesst sich hinsichtlich der Natur der Spermatoblasten ganz der Ansicht von Neumann an. Die radienartig zwischen den Spermatoblasten liegenden Zellen hält er für „indifferente Samenzellen", welche zur flüssigen Zwischenzellsubstanz werden sollen. Sertoli's „verästelte" und Merkel's „Stützzellen" sollen durch die Gerinnung einer homogenen zähen Grundsubstanz, welche zwischen den Samenzellen ihre Lage habe, vorgetäuscht werden.

Darin geht v. Mihalkovicz offenbar zu weit. Die Zellen Sertoli's — meine Spermatogonien — müssen zu Recht bestehen bleiben, ob jedoch ihre natürliche Gestalt solche Verästelungen

zeigt, wie nach Behandlung mit Müller'scher Flüssigkeit etc. in die Erscheinung treten, lasse ich dahingestellt.

v. Mihalkovicz glaubt, Merkel habe an sich verschiedene Dinge als Stützzellen zusammengefasst, indem er auch die Spermatoblasten hinzurechnet — und darin hat er wohl Recht, wie der Verlauf dieser Arbeit zeigen wird. Beim Fötus, noch nicht geschlechtsreifen und geschlechtlich entwickelten Menschen beschreibt Merkel sich ähnlich sehende Gebilde als Stützzellen, dort zwischen den grosskernigen Zellen liegend, welche bei den Thieren sich als v. Ebner'sche Spermatoblasten darstellen. Jene sind nun, meiner Meinung nach, meine Follikelzellen, wirkliche Stützzellen in gewissem Sinne, deren Protoplasma als zusammenhängende Masse erhärtet, diese „Spermatoblasten" v. Ebner's, die von mir so genannten Samenknospen in spätern Entwickelungsstadien. Die doch etwas abweichenden Formen weiss Merkel auch wohl auseinander zu halten und tritt übrigens mit Recht dem Vorwurfe entgegen, als habe er homogene geronnene indifferente Masse für geformte Elemente gehalten.

Den Ausführungen Merkel's schliesst sich Sertoli auch in seiner neuesten Publication an. Auch er betrachtet seine „cellule epiteliali", die „Spermatoblasten" v. Ebner's, die „Stützzellen" Merkel's als dazu bestimmt, die Samenzellen behufs weiterer Entwickelung in nischenförmige Ausbuchtungen aufzunehmen, während ich dieselben für integrirende Theile oder Reste von Spermatogemmen halten muss. Die Samenzellen selbst liess er aus der zweiten Zellenform der Keimschicht den von mir so genannten „Follikelzellen" hervorgehen. Ich kann dieser Ansicht nicht beitreten, wenn ich auch an eine Vermehrung dieser Zellen glaube. Eine solche muss angenommen werden, um die Neubildung von Follikeln zu erklären. Ich würde die Bezeichnungen „cellule epiteliali" und „cellule germinative" vertauschen. Die cellule seminiferi, welche Sertoli als aus den cellule germinative hervorgegangen ansieht, halte ich für Abkömmlinge der cellule epiteliali in deren erstem Entwickelungsstadium zu Spermatogonien.

Man wird mich fragen, woher kommen denn die neuen Spermatogonien, welche den zu Spermatogemmen verbrauchten zum Ersatz dienen müssen. Es giebt meiner Meinung nach dafür zwei Möglichkeiten, entweder entstehen sie durch wiederholte Theilung des zurückbleibenden Fusskernes oder durch directe Theilung und

daraus hervorgehende Vermehrung der Ursamenzellen, ehe sie sich zu Samenknospen umbilden. Gegen die erste Annahme sprechen entschieden die Fälle, in welchen der Fusskern vom Keimlager abrückt (Fig. 45) oder ganz unscheinbar wird (Fig. 94 etc.), für die letztern Bilder wie Fig. 47. Wollte man daran denken, dass die Follikelzellen für verbrauchte Ursamenzellen eintreten könnten, so liessen sich dafür weder theoretische noch aus der Erfahrung geschöpfte Anhaltspunkte beibringen.

Maus.

Von der Maus erhielt ich sehr instructive Bilder, welche verschiedene Entwickelungsstadien von Samenknospen zeigten Fig. 91 — 94 b. Das Fussende der Spermatogemmen wird hier ausserordentlich dünn, der Kern unscheinbar und scheint sein Kernkörperchen zu verlieren.

Kater.

Den Katerhoden habe ich untersucht in frischem Zustande, aus Oxalsäure und aus Müller'scher Flüssigkeit. Frische Präparate zeigten schöne amöboide Bewegungen an Spermatogonien und jungen Spermatogemmen (Fig. 98 und Fig. 100), sodann Spermatogonien in der Umwandlung zu Spermatogemmen (Fig. 99) und solche mit Fortsätzen oder als Kette verbunden nach Einliegen in Oxalsäure.

Durch dieselbe Behandlungsmethode erhielt ich Spermatogonien, welche unter sich durch kurze Brücken zusammenhingen (Fig. 95).

Die Oxalsäure besitzt ebenso, wie die Müller'sche Flüssigkeit, die Eigenschaft, das Protoplasma neben einander liegender Zellen zu einer zusammenhängenden Schicht erstarren zu lassen und auf diese Weise die schönsten und einfachsten Bilder von „Stützgewebe und Hohlräumen" hervorzubringen (Fig. 106 und Fig. 108). Es können dadurch völlige Spermatoblasten-Skelete entstehen, wenn die Kerngebilde herausgefallen sind (Fig. 107 und Fig. 110).

Auch v. Mihalkovicz hat den Katerhoden untersucht und einen vorzüglich gelungenen Schnitt aus demselben ebenso trefflich in der Zeichnung wiedergegeben, jedoch leider das Bild nicht verstanden, indem er die Bedeutung der indifferenten Samenzellen als Vorstufen der Spermatoblasten verkennt.

Igel.

Vom Igel habe ich recht gute Bilder vor Augen gehabt, namentlich prachtvolle, in toto amöboide, isolirte und dadurch rundlich gewordene Spermatogemmen (Fig. 113) von 0,035 mm im grössten Durchmesser.

Hund.

Untersucht man Schnitte der Samenkanälchen des in Alkohol gehärteten Hodens vor der Geschlechtsreife in Glycerin, so gewahrt man eine mehrfache Lage von hellen, ein scharfumschriebenes Kernkörperchen tragenden, Kernen, welche in ein feinkörniges Protoplasma in regelmässigen Abständen eingelagert sind. Eine epitheliale Abgrenzung einzelner Zellen gegen einander ist nicht nachweisbar. Querschnitte zeigen die Andeutung einer Anordnung dieser Kerne in concentrisch verlaufende Reihen (Fig. 114). Zwischen denselben treten vereinzelte grössere Kerne hervor, mit glänzendem Kernkörperchen versehen, welche von einem schmalen, doch bestimmt abgegrenzten, Protoplasmahof umsäumt werden. Solche Zellen erscheinen in der eben beschriebenen kernhaltigen Protoplasmamasse eingebettet und bilden mit derselben kuglige Vorsprünge (Fig. 117). Ein Drittel des Lumens der Samencanälchen bleibt frei.

Bei der Conservirung in Müller'scher Flüssigkeit erhärtet jene Protoplasmalage, in welcher die kleineren Kerne liegen, zu einem schwammartigen Maschenwerk, aus dessen Lücken die Kerne leicht herausfallen (Fig. 115). Stückchen eines Hodenscanälchens in Alcohol erhärtet, lassen, von der Fläche gesehen, das Verhältniss zwischen Ursamenzellen und Follikelkernen sehr deutlich erkennen.

Beim geschlechtsreifen Thiere sah ich sehr schön die erste Anlage der Samenknospen: ihre Entstehung durch Theilung der Spermatogonien (Fig. 118 und Fig. 119), frische Samenknospen in natürlicher Gestalt (Fig. 120), und erhärtete in verschiedenen Stadien ihrer Entwickelung (Fig. 121 und Fig. 122). Auch kommen die durch Müller'sche Flüssigkeit hervorgebrachten Trugbilder häufig zur Anschauung (Fig. 124).

Ich muss hier der werthvollen Arbeit von Rivolta gedenken, welcher ausser beim Pferd und Kaninchen insbesondere die morphologischen Elemente der Samenelemente vom Hunde studirt hat.

Seine Beschreibung, wie, wenn auch nur schematischen, Abbildungen enthalten viel Wahres, namentlich zeigen die letzteren junge und ältere Spermatogemmen in den verschiedensten Formen. Leider hat er deren wahre Natur nicht erkannt, da er die Kernbildung in den „Samencysten“ auf endogene Vermehrung zurückführt. Im Uebrigen kommt er von allen Beobachtern meiner Auffassung am nächsten, wie die in der Einleitung gegebene Analyse seiner Abhandlung darthut.

Mensch.

Die Untersuchung der Hodenstructur beim Menschen wird in hohem Grade beeinträchtigt durch die Schwierigkeit, passende Objecte zu erlangen. Selbstverständlich sind nur ganz frische, gesunden Individuen entnommene, brauchbar, diese aber nur durch günstigen Zufall zu gewinnen.

Von einem Kinde, welches während der Geburt gestorben war, erhielt ich ein treffliches Bild der Spermatogonien und Follikelzellen (Fig. 126), erstere in lebhaftester amöboider Bewegung. Die grössern Zellen massen: 0,019 mm, ihre Kerne 0,014 mm, die kleineren 0,012 mm, ihre Kerne 0,008 mm im frischen Zustande. In gleicher Weise liessen sich die beiden Zellarten an Alcoholpräparaten isoliren (Fig. 127). Ein Querschnitt von einem in Alcohol gehärteten Canälchen (Fig. 125) zeigt sehr schön das gegenseitige Lagerungsverhältniss zwischen Spermatogonien und Follikelzellen. Es ist eigenthümlich, dass die Kerne der frischen Follikelzellen kein Kernkörperchen erkennen liessen (Fig. 126), dieses jedoch an Präparaten aus Alcohol und Müller'scher Flüssigkeit meist als einzelnes stark glänzendes Korn hervortritt, während die Kerne der Spermatogonien mit gröberen und feinen Körnern durchsetzt erscheinen. Es kann dieser Umstand leicht zu Verwechslungen beider Kern- und Zellarten Veranlassung geben. An jenem Präparate vom Neugeborenen (Fig. 125), erschienen die Follikelkerne feinkörnig ähnlich, wie die der theilweise abgelösten äusseren Hülle der Canälchen. An einzelnen Objecten liess sich ganz deutlich eine tunica propria und eine, dieser aufgelagerte, glänzende Kerne führende äussere Haut erkennen (Fig. 137).

Die Spermatogonien des Erwachsenen, welche dicht auf der membrana propria aufliegen, haben sehr verschieden grosse Kerne von 0,008 mm bis 0,015 mm (an Alcoholpräparaten), welche häufig Vermehrungs-Erscheinungen darbieten — eingeschnürte und Doppel-

Kerne (Fig. 133 und Fig. 144). Die Follikelkerne waren 0,008 mm breit, 0,010 mm lang, die grobgranulirten Zellen massen 0,017 mm, ihre Kerne 0,014 mm.

Die Umwandlung der Ursamenzelle zu Samensprossen konnte ich sehr genau verfolgen. (Fig. 129, Fig. 130, Fig. 139 und Fig. 142 etc.)

In Ueberosmiumsäure (Fig. 129 und Fig. 130) behielten die Theilproducte der Spermatogonien für das erste Stadium der Spermatogemme noch ihr grosses Kernkörperchen, während die Kerne aus Alcoholpräparaten grob granulirt erschienen.

Frische, noch mehr die mit Ueberosmiumsäure behandelten Objecte zeigten eine Ansammlung von dunklen Körnchen in der Kernschicht, welche in Alcoholpräparaten nicht mehr sichtbar war. Die Follikelzellen alterniren an der Peripherie durchaus nicht regelmässig mit den Ursamenzellen, sondern rücken vielfach über dieselben hinaus.

Gerade beim Menschen scheint das Follikelgewebe besonders entwickelt, indem es die Samensprossen nach allen Richtungen, jedoch vorzüglich der radiären, umwächst. Es macht sich auch hier besonders kenntlich durch seine grossen hellen Kerne mit grossem glänzenden Kernkörperchen — nur bei Ueberosmiumpräparaten ist es oft schwer erkennbar; am schönsten sieht man es an Objecten, welche durch Alcohol erhärtet waren. (Fig. 139 und Fig. 142.)

Einen zurückbleibenden Kern am Fusse älterer Spermatogemmen, welche sich am besten in Müller'scher Flüssigkeit isoliren lassen, sah ich in einzelnen Fällen angedeutet (Fig. 138), in anderen fehlte er (Fig. 140). Der oder die Kerne, welche man höher aufwärts an dem Fusse der Samensprossen gewahrt, gehörten dem Follikelgewebe an.

Sehen wir nun zu, wie sich die hier mitgetheilten Resultate meiner Untersuchungen über den Inhalt der menschlichen Hodencanälchen zu denen anderer Forscher verhalten.

v. Ebner fand die Entwickelung des Keimnetzes besonders auffällig. Es soll gewissermaassen ein schwammiges Gewebe darstellen, in dessen Lücken Zellen lägen. Die scharf contourirten Kerne des Keimnetzes seien zahlreich und meist längs oval. Das

sind offenbar die von mir, als dem Follikelgewebe angehörig, beschriebenen Kerne; dieses selbst bezieht v. Ebner wohl in das Keimnetz ein, sodass also hier Ursamen-, Follikelzellen und gelappte Spermatogemmen unter dem v. Ebner'schen „Keimnetze" verstanden werden müssen. Neumann's Beschreibung und Abbildung von menschlichen „Spermatoblasten" kann ich wohl zustimmen, doch sind 1 und 3 von Fig. 20 nur Stücke des Follikelgewebes, 2, 4, 5 und 6 Spermatogemmen im Zustande der Reife, die ovalen Kerne Follikelkerne; die runden grobgranulirten Kerne an der Basis gehören Spermatogonien an.

Von allen Beobachtern hat Merkel sich am eingehendsten mit der Structur der menschlichen Hodencanälchen und ihres Inhaltes beschäftigt, auch ein sehr umfangreiches Untersuchungsmaterial verarbeitet. Er sah auf dem Durchschnitt gehärteter Hoden die „Sertoli'schen Zellen" ein von der Basalhaut des Canälchens ausgehendes fächeriges Netz bilden, einem Schwamm vergleichbar, ohne irgend welche faserigen Ausläufer, nur mit platten Fortsätzen.

Dieses Kammersystem diene den contractilen Samenzellen zur Stütze und zum Schutz, wesshalb von Merkel dessen Elemente „Stützzellen" genannt wurden.

Vergleicht man nun Merkel's Abbildungen mit den meinigen, so wird man sich der Ueberzeugung nicht verschliessen können, dass der genannte Forscher das von mir beschriebene Follikelgewebe vor Augen gehabt hat, jedoch in veränderter Gestalt. Die Oxalsäure übt wie die Müller'sche Flüssigkeit einen eigenthümlichen Einfluss auf das Protoplasma der Zellen aus (S. Fig. 108 und 115). Sie verwischt die Zellgrenzen in einzelnen Fällen vollständig und lässt die Zellsubstanz zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Masse erstarren, aus dessen Lücken die Kerne dann leicht herausfallen. Je nach der Intensität der Erhärtung in Bezug auf die daran betroffenen Theile ist auch das Bild verschieden; stets ein höchst trügerisches.

Merkel's Stützsystem umfasst ja die Spermatoblasten nebst Keimnetz und das von mir so genannte Follikelgewebe. Da dieses letztere beim Menschen besonders hervortritt, fand er hier das „Stützsystem" demgemäss entwickelter. Weil ferner der genannte Forscher die „Spermatoblasten" als integrirenden und beim geschlechtsreifen Thiere wesentlichsten Theil seines Stützgewebes auf-

fasst, ihnen jedoch nur einen passiven Antheil an der Samenbereitung zuschreibt, so findet er sie „beim Menschen in allen Lebensaltern“. Die Gebilde, welche er beim Kinde als „Stützzellen“ beschreibt, sind, wie eine Vergleichung unserer Abbildung darthun muss, gewiss keine solche, sondern nur stark erhärtete Theile meines Follikelgewebes.

Aus dieser Identificirung zweier grundverschiedener Dinge resultirt denn auch die Annahme, dass bei einer Reihe von Thieren die Stützzellen erst bei eintretendem Bedarf entstehen sollen — gewiss richtig, wenn man unter ihnen die „Spermatoblasten“ versteht, während sie beim Menschen schon bei der frühesten Entwickelung angelegt sein sollen und sofort ihre endgültige Form erhalten — ebenso wahr, jedoch auf das Follikelsystem zu beziehen.

Ich bin fest überzeugt, dass, wenn der geschätzte Autor sein, wie es scheint, reiches Material noch einmal nach dieser Richtung hin prüfen will, wir bald zu einer Verständigung gelangen werden.

Es wundert mich, dass Sertoli, wie auch Henle, auf deren Urtheil ich in dieser Angelegenheit das grösste Gewicht lege, das Gezwungene, was doch, wie auch v. Ebner richtig bemerkt in der Stützzellen-Theorie liegt, nicht stutzig gemacht hat. Der Vorgang der Einlagerung bald grösserer bald kleinerer vielgestaltiger Zellen in das nackte Protoplasma anderer scheint mir doch etwas gar zu mechanisch aufgefasst, als dass man nicht schon von vornherein Bedenken dagegen hegen müsste.

Dass Frey, „nachdem er den Hoden der Ratte untersucht hat“, meine Ansichten nicht theilt, somit, indem er rückhaltlos die v. Ebner'sche Theorie acceptirt, alle meine früheren Angaben aus den Acten streicht, muss ich bedauern.

Krause, welcher, wie ich schon berichtet, dem Gegenstande eine eingehende Untersuchung gewidmet hat, betrachtet die „Spermatoblasten“ als „Flimmerzellen“, „deren Zellenkörper zahlreiche seitliche gelappte Auswüchse gebildet haben, die zum Theil verästelt sind und mit denjenigen benachbarter Spermatoblasten so dicht zusammenstossen, dass sie zu anastomosiren scheinen oder dies auch wirklich thun.“ Er nennt sie blattartig abgeplattet und lässt sie grosse ovale abgeplattete Kerne enthalten mit deutlicher Kernmembran, grossem Nucleolus und hellem Inhalt. Das Follikelgewebe, dessen Kerne er mit obigen Worten beschreibt, ist ihm offenbar entgangen.

Dagegen nimmt er an, wie schon bemerkt, dass die Köpfe der Samenfäden in den Spermatoblasten durch vielfache Kerntheilungen



entstehen sollen. Da er die zwischen den Spermatoblasten liegenden Zellen für indifferent hält, so schreibt er denselben die verschiedenste Bedeutung zu — als Ersatzzellen, weisse Blutkörperchen, findet daneben mechanisch abgetrennte Theile von Spermatoblasten (in gewissem Sinne richtig), constatirt übrigens das Vorkommen des beim Menschen noch nicht aufgefundenen Nebenkerns.

Toldt modificirt zwar in etwa die Anschauung v. Ebner's, insofern er dessen Spermatoblasten sich nur aus den Zellen der Wandschicht hervorbilden lässt, für sie somit nur einen Theil des v. Ebner'schen Keimnetzes in Anspruch nimmt, schliesst sich jedoch im Allgemeinen, wenn auch etwas reservirt, den Darstellungen v. Ebner's und seiner Anhänger an.

Schluss.

Die oben mitgetheilten Resultate, aus einer Reihe, wie man mir wohl zugestehen muss, gewissenhafter Untersuchungen hervorgegangen, enthalten nichts, was mit meinen früheren Beobachtungen und deren Deutung im Widerspruch stände. Sie mögen gewiss im Einzelnen noch zu berichtigen und zu vervollkommnen sein — für den Histologen giebt es ja der Fehlerquellen so viele, denen er auch beim redlichsten Streben sie zu vermeiden sich niemals ganz wird entziehen können — in ihren Grundzügen halte ich sie für umfassend und beweiskräftig genug, um aus ihnen ein, mit geringen Abweichungen, für alle Thierklassen gültiges Gesetz der Spermatogenese formuliren zu können.

Der Binnenraum der zur Bereitung der Samenelemente bestimmten Hohlräume der männlichen Geschlechtsdrüse enthält zwei Arten von Zellen, wovon die eine — jungen Eizellen durchaus ähnlich — als Ursamenzellen oder Spermatogonien dazu bestimmt sind sich zu vermehren, in gleicher Weise durch Theilung, sowie durch Umbildung ihrer Abkömmlinge, der Spermatocyten, die Samenkörperchen — Spermatosomen zu entwickeln. Sie produciren einen Zellenhaufen, der entweder durch Aneinanderlagerung der peripherischen Zellen eine besondere Hülle erhält — Keimkugeln, Samenkugeln, Spermatocysten (Insecten, Amphibien), oder bleiben hüllenlos, Samenknospen, Samensprossen, Spermatogemmen bei geringerer oder stärkerer Abgrenzung des zu den Zellen gehörigen Protoplasmas. In manchen Fällen erhält sich eine

aus der Theilung hervorgehende Zelle oder deren Kern im Fusse der Spermatogemme. Die Form und Grösse der Samenknospen resultirt aus dem Entwickelungszustande ihres Inhaltes und dem Drucke, welchen sie von ihrem nachbarlichen Nachwuchse zu erleiden haben. Die zweite Art von Zellen, welche ich die Follikelzellen nenne, sind unter sich verbunden zu einem Gewebe, welches sowohl die Spermatogonien einbettet, als auch die Spermatogemmen durch Zwischenwachsen mehr oder weniger umhüllt und befestigt.

Dieses in wenig Worten hier entwickelte Gesetz der Spermatogenese hat — ich weiss es sehr wohl — bisher keinen anderen Vertreter als mich selbst, es bringt mich in Widerspruch mit Allen denen, welche auf diesem Felde mitgearbeitet haben, mit den Anhängern der Spermatoblasten- wie der Stützzellen-Theorie. Doch sehe ich getrost einer Prüfung desselben entgegen, in der festen Ueberzeugung, dass es durch neue Thatsachen nur gestützt und in seiner allgemeinen Geltung befestigt werden wird.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV—XIX.

(Wo die Methode der Behandlung nicht angegeben ist, wurden die Präparate, dem frischen Hoden entnommen, unter Augenflüssigkeit oder Jodserum untersucht.)

Die Bezeichnung der Gewebstheile ist dieselbe wie in meiner Abhandlung „über die Spermatogenese der Amphibien“.

Sg Spermatogonie oder deren Kern.
Sge Spermatogemme.
Scyt Spermatocyten.
Fz Follikelzellen oder deren Kerne.
Fh Follikelhaut.
K Kerne der Wandung des Samencanälchens.

Tafel XV.

Stier.

Fig. 1. Stück eines Hodencanälchens vom Kalbe. Sg Spermatogonien. Fz Follikelzellen. k Kerne von Follikelzellen. p Protoplasmaklümpchen in amöboider Bewegung. m p Membrana propria des Samencanälchens. fz Faserzellen, dieser anliegend.

Fig. 2. Spermatogonien in amöboider Bewegung.

Fig. 3. Follikelzellen, sich amöboid bewegend.

Fig. 4. Kern einer Spermatogonie in der Theilung.

Fig. 5. Kern einer Ursamenzelle, einer Follikelzelle anklebend, nach dreitägiger Erhärtung in Müller'scher Flüssigkeit.

Fig. 6, 7 und 8. Follikelzellen, welche drei Tage in Müller'scher Flüssigkeit einlagen.

Fig. 9. Stück des Hodencanälchens vom Kalbe, in absolutem Alcohol erhärtet und durch Glycerin aufgehellt.

Fig. 10. Spermatogonienkerne in körnige, mit glänzenden Körperchen durchsetzte Protoplasmamasse eingebettet. k kleinere Kerne, denen der Follikelzellen ähnlich.

Fig. 11. Spermatogonien mit hellem Kern und einfachem Kernkörperchen.

Fig. 12. Spermatogonien mit radiärer Streifung des Kernes.

Fig. 13. Spermatogonien mit doppeltem Kernkern.

Fig. 14. Spermatogonien mit beginnender Granulation des Kernes, in amöboider Bewegung.

Fig. 15. Zelle mit einfachem körnigen Kern.

Fig. 16. Spermatogemme mit drei körnigen Kernen.

Fig. 17. Vielkernige Spermatogemme nach halbstündlicher Beobachtung, Fortsätze treibend. P abgelöster Fortsatz.

Fig. 18. Spermatogemme mit vielen körnigen Kernen, im Ruhezustande.

Fig. 19. Spermatogemme mit vielen hellen Kernen, welche zumeist einen doppelten Kernkern enthalten, in amöboider Bewegung.

Fig. 20. Spermatogemme mit hellen je ein Kernkörperchen führenden Kernen, in Bewegung.

Fig. 21. Spermatogemme mit vielen Kernen ohne Kernkörperchen und feinkörnigem Protoplasma.

Fig. 22. Spermatogemme, deren Kerne sich in die Köpfe von Samenkörpern umwandeln. Das Protoplasma ist mit glänzenden Körnchen durchsetzt. b ausgetretenes Bündel von Samenfäden.

Fig. 23. Spermatogemme im letzten Entwickelungsstadium.

Fig. 24. Spermatogemme in dem Stadium von Fig. 20, durch molybdänsaures Ammoniak erhärtet.

Fig. 25. Bündel entwickelter Samenkörper, in das Protoplasma einer Spermatogonie eingebettet.

Fig. 26—30. Samenzellen nach vierundzwanzigstündiger Behandlung mit Müller'scher Flüssigkeit.

Fig. 31. Stück eines Hodencanälchens, von der Fläche gesehen. Sg Spermatogonienkerne, Fz Kerne von Follikelzellen. Darunter liegend Kerne von Samenzellen Scyt. Alc. Glyc.

Fig. 32. Aus einem Querschnitt des Hodencanälchens. Sg Spermatogonien. Fz Follikelkerne. Scyt Samenzellen, Sge Spermatogemme. Alc. Glyc.

Fig. 33. Stückchen eines Querschnittes. Sg Spermatogonie. Fz Follikelkern. Sge Spermatogemme. Alc. Glyc.

Tafel XVI.

Widder, Hengst, Kaninchen.

Fig. 34. Stückchen eines Querschnittes vom Hodencanälchen des Widders aus Müller'scher Flüssigkeit. Sg Spermatogonien, Fz Kerne von Follikelzellen. a Fetttropfen?

Fig. 35. Stückchen eines Querschnittes aus dem Widderhoden mit sehr deutlicher Spermatogonie aus Alc. absol.

Fig. 36 a und b ebendaher, a aus Müller'scher Flüssigkeit, b aus Alc. absol. Bezeichnung wie bei den vorigen Präparaten.

Fig. 37. Zwei körnige Samenzellen, anscheinend in der Theilung, vom Hengste.

Fig. 38. Spermatogemme mit körnigen Kernen.

Fig. 39. Spermatogemme mit hellen, ein oder zwei Kernkörperchen führenden, Kernen.

Fig. 40. Spermatogemme mit glatten Kernen und austretendem Fadenbündel.

Fig. 41 zeigt die Umwandlung des Kernes zum Kopfe des Samenkörpers.

Fig. 42 und 43. Büschel von Samenkörpern in fortschreitender Entwicklung.

Fig. 44. Schnitt aus dem Hoden des Hengstes, in Müller'scher Flüssigkeit erhärtet.

Fig. 45 und 46. Stückchen eines Querschnittes vom Hoden des Hengstes, in Alc. absol. erhärtet.

Fig. 47. Flächenbild von einem Samencanälchen des Kaninchens aus Ueberosmiumsäure.

Fig. 48, 49, 50 und 51. Ursamenzellen von verschiedener Gestalt nach kurzer Erhärtung in molybdänsaurem Ammoniak, 5 %.

Fig. 52 und 53. Stückchen von Schnitten aus Alcoholpräparaten von einem jungen Kaninchen, welche das Verhältniss zwischen Follikelzellen Fz und Spermatogonien Sg illustriren sollen.

Fig. 54—59. Samenknospen in verschiedenen Entwickelungszuständen. 54, 55, 57 und 58 nach Behandlung mit molybdänsaurem Ammoniak, 56 und 59 in Augenflüssigkeit, erstere mit amöboidem Fortsatz.

Fig. 60. Spermatogonie mit fast entwickelten Samenkörpern von einem Schnittchen aus Ueberosmiumsäure.

Fig. 61 und 62. Stückchen von Schnitten aus molybdänsaurem Ammoniak.

Fig. 63. Fetzen von der tunica propria mit blassen Kernen aus Ueberosmiumsäure.

Tafel XVII.

Meerschweinchen, Wanderratte, Ratte.

Fig. 64. Aus dem Hodenkanälchen eines drei Tage alten Meerschweinchens. Sg Spermatogonie. Fz Follikelzellen. K Kerne der Wandung.

Fig. 65. Stück eines Hodencanälchens nach Behandlung mit 0,1 % Arg. nitr. mit Endothelzeichnung.

Fig. 66. Spermatogonien und Follikelzellkerne. a von der Fläche; b von der Seite.



Fig. 67. Spermatogonie und Follikelzellen, aus Müller'scher Flüssigkeit von der Fläche.

Fig. 68. Ursamenzelle und Follikelkerne von der Seite, aus Müller'scher Flüssigkeit.

Fig. 69. Spermatogonie mit wandständigen Kernkernen, aus verdünntem Jodserum.

Fig. 70—74. Spermatogemmen in verschiedenen Entwicklungsstufen.

Fig. 75. Spermatocyten mit Nebenkern.

Fig. 76. Spermatogemme aus $^1/_3$ % Ueberosmiumsäure.

Fig. 77. Spermatogemme mit Spermatogonienkern, aus Alc. absol.

Fig. 78. Stückchen von einem Schnitt, aus Alc. absol. Alles vom Meerschweinchen.

Fig. 79. Spermatogonie, von Follikelzellen eingeschlossen. Wanderratte. Ueberosmiumsäure.

Fig. 80. Spermatogonie in Kerntheilung. Wanderratte. Ueberosmiumsäure.

Fig. 81. Schicht grob granulirter Zellen, nach innen von den Ursamen- und Follikelzellen gelegen. Wanderratte. Alcohol.

Fig. 82. Spermatogemme in der Lage. Wanderratte. Ueberosmiumsäure.

Fig. 83. Aeussere Schicht der Ursamen- und Follikelzellen. Wanderratte. Ueberosmiumsäure.

Fig. 84. Spermatogemmen im ersten Stadium. Ratte. Alcohol.

Fig. 85. Schnitt aus den Hoden der Ratte. Müller'sche Flüssigkeit.

Fig. 86. Spermatogemme im letzten Stadium. Ratte. Müller'sche Flüssigkeit.

Fig. 87. Schnitt aus dem Rattenhoden, in Alcohol gehärtet.

Tafel XVIII.

Ratte, Maus, Kater, Igel.

Fig. 88. Flächenansicht vom Hodencanälchen der Ratte. Alcohol.

Fig. 89. Flächenbild vom Hodencanälchen der Ratte mit der tiefer liegenden Schicht der Spermatocyten im I. Stadium. Alcohol.

Fig. 90. Stückchen von einem Querschnitt des in Alcohol gehärteten Rattenhodens.

Fig. 91. Spermatogemme der Hausmaus im I. Stadium, aus molybdänsaurem Ammoniak.

Fig. 92. Spermatogemme desselben Thieres im II. Stadium mit anhängendem Spermatoblastkern.

Fig. 92a. Spermatogemme in demselben Stadium, frisch.

Fig. 93 und 94. Spermatogemme der Maus, in fortschreitender Reife.

Fig. 94a. Spermatogemmenstiel mit Spermatogonienkern.

Fig. 94b. Schnittchen aus dem Hoden der Maus mit Spermatogemmen im II. und letzten Stadium. Alcohol.

Fig. 95. Spermatogonienkette vom Kater, aus Oxalsäure.

Fig. 96. Spermatogonie mit Fortsätzen. Oxalsäure.

Fig. 97. Dieselbe frisch.



Fig. 98. Ursamenzelle in amöboider Bewegung.
Fig. 99. Dieselbe in Vermehrung.
Fig. 100. Amöboide Spermatogemme im ersten Stadium.
Fig. 101 und 102. Samenknospen aus dem zweiten Stadium.
Fig. 103. Spermatogemme aus dem zweiten Stadium, in Oxalsäure erhärtet.
Fig. 104. Spermatogemme aus dem letzten Stadium. Oxalsäure.
Fig. 105. Spermatogemme aus dem letzten Stadium mit anhängenden Samenzellen aus dem zweiten. Oxalsäure.
Fig. 106 und 107. Spermatogemmen durch Oxalsäure gehärtet.
Fig. 108. Stückchen eines Hodenschnittes mit erhärtetem Protoplasma, aus welchem die Zellkerne zum grössten Theile herausgefallen sind. In Müller'scher Flüssigkeit gehärtet.
Fig. 109. Schnitt aus dem in Müller'scher Flüssigkeit erhärteten Katerhoden mit Spermatogonien, Spermatogemmen im ersten, zweiten und letzten Entwickelungsstadium.
Fig. 110. Aehnliches Präparat wie Fig. 108, von oben gesehen. x die inneren Enden der Spermatogemmen des letzten Stadiums nach Ablösung der Samenkörper. Müller'sche Flüssigkeit.
Fig. 111. Samenknospe des Igels aus dem ersten Stadium, mit verdünnter Augenflüssigkeit behandelt.
Fig. 112 und 113. Samenknospen desselben Thieres, in amöboider Bewegung.

Tafel XIX.

Hund, Mensch.

Fig. 114. Querschnitt aus dem Hoden eines Hundes vor der Geschlechtsreife. Spg Spermatogonie. Fz Follikelzellen. k Wandkerne. Alcohol.
Fig. 115. Querschnitt von einem Hodencanälchen desselben Thieres, in Ueberosmiumsäure und Müller'scher Flüssigkeit erhärtet. Die Kerne sind zum grössten Theile aus den Nischen des in continuo erhärteten Protoplasma's herausgefallen.
Fig. 116. Stückchen eines in Alcohol erhärteten Samencanälchens, von der Fläche gesehen, mit Spermatogonien, Follikelzellen und Wandkernen.
Fig. 117. Theil eines Querschnittchens vom Hodencanälchen des jungen Hundes mit Ursamenzelle, in Follikelzellen eingebettet.
Fig. 118. Spermatogonie in situ, in Vermehrung zur Samenknospe des ersten Stadiums, vom geschlechtsreifen Thiere. Alcohol.
Fig. 119. Samenknospe im ersten Stadium, aus molybdänsaurem Ammoniak.
Fig. 120. Samenknospe frisch.
Fig. 121. Spermatogemme aus dem zweiten Stadium und Spermatocyten aus dem ersten Stadium. Müller'sche Flüssigkeit.
Fig. 122. Querschnitt von Hodencanälchen des Hundes mit Spermatogemmen im ersten und letzten Stadium. Alcohol.
Fig. 123. An der membrana propria anliegende Zellenlage. Alcohol.
Fig. 124. In Müller'scher Flüssigkeit erhärtetes Protoplasma, Nischen bildend.



Fig. 125. Querschnitt vom Hodencanälchen des neugeborenen Kindes mit Ursamenzellen, Follikel- und Wandkernen. Alcohol.

Fig. 126. Spermatogonien und Follikelzellen, frisch. Erstere in amöboider Bewegung.

Fig. 127. Dasselbe Präparat aus Alcohol.

Fig. 128. Flächenbild vom Samencanälchen des Kindes mit Ursamen- und Follikelzellen. Alcohol.

Fig. 129. Junge Samenknospe aus Ueberosmiumsäure.

Fig. 130. Spermatogemme aus dem ersten Stadium. Ueberosmiumsäure.

Fig. 131. Spermatogonien und Follikelkerne. Alcohol.

Fig. 132. Spermatogonien, Follikelkerne und Spermatocyten in situ. Alcohol.

Fig. 133. Spermatogonie und Spermatogemme, dahinter liegend. Müller'sche Flüssigkeit.

Fig. 134. Stückchen eines Querschnittes vom Hodencanälchen des Menschen mit Spermatogemmen, aus Müller'scher Flüssigkeit.

Fig. 135. Querschnitt aus Alcohol mit Spermatogonien, Follikelkernen und Spermatocyten. Alcohol.

Fig. 136. Spermatogonie des Menschen, dazwischen ein Bündel reifer Samenkörper, frisch.

Fig. 137. Die äussere und innere Schicht der Wandung des Hodencanälchens.

Fig. 138. Spermatogemme mit langen Füssen, welcher an der Basis einen Kern erkennen lässt. Müller'sche Flüssigkeit.

Fig. 139. Spermatogemme mit sehr deutlicher Follikelhaut.

Fig. 140. Spermatogemme, zwischen zwei Spermatogonien liegend. Müller'sche Flüssigkeit.

Fig. 141. Stückchen von der peripherischen Schicht eines Samencanälchens. Alcohol.

Fig. 142. Spermatogemme aus dem I. Stadium mit deutlicher Follikelhaut. Alcohol.

Fig. 143. Spermatogemme aus dem letzten Stadium mit Follikelkern, vor dem Fussende zwei Spermatogonien. Alcohol.

Fig. 144. Spermatogonie mit zwei Kernen.

Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere.

Von

Dr. A. Goette,
Professor in Strassburg.

II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge.

(Vgl. dieses Archiv Bd. XIV.)

Hierzu Tafel XX.

Auch für diesen Abschnitt meiner Untersuchungen über das Skelet bitte ich die einleitenden Bemerkungen zu berücksichtigen, welche ich dem I. Abschnitt („Ueber das Brustbein und den Schultergürtel") voranschickte. Die Behandlung des Stoffes wird auch hier dieselbe bleiben, d. h. es sollen die Homologien und Unterschiede der untersuchten Skelettheile wesentlich aus deren Entwickelungsgeschichte abgeleitet und begründet werden, so wie ich es am angeführten Orte auseinandergesetzt habe.

Die festen Skelettheile der Wirbelsäule entstehen bekanntlich ausnahmslos im Umfange eines cylindrischen Organs, der Wirbelsaite oder Chorda dorsalis, welche in der Axe der dorsalen Körperhälfte dicht unter dem Central-Nervensystem liegt und innerhalb der sie umlagernden Skelettheile bald sich dauernd erhält, bald zum Theil oder ganz, früher oder später schwindet. Sie ist daher bei allen Wirbelthieren zum mindesten in der Entwickelungszeit als integrirender und zudem als onto- und phylogenetisch ältester Bestandtheil des Stammskelets[1]) anzusehen, als der axiale Grundstock desselben, an welchen sich erst sekundär die andern Theile anschliessen. Da ich mir aber für die folgenden Untersuchungen die Aufgabe gestellt habe, eine Vergleichung jener sekundären Theile des Stammskelets durchzuführen, so tritt dabei

1) Ich bezeichne mit diesem Ausdruck die Gesammtheit des Wirbelsystems nebst den daraus hervorwachsenden Anhängen, im Gegensatz zum gesammten Gliedmassenskelet.

die besondere Entwickelungsgeschichte und Histiologie der Wirbelsaite um so mehr in den Hintergrund, als dieselbe bei einer in allen Abtheilungen der Wirbelthiere wesentlich gleichen Bildung von den umgebenden Wirbeltheilen meist scharf geschieden und zu denselben in sehr einfachen Form- und Lagebeziehungen bleibt[1]).

1. Die Cyklostomen.

Die Rundmäuler besitzen an Stelle einer wirklichen Wirbelsäule eine durchaus ungegliederte, von der Wirbelsaite gebildete Skeletaxe, die Neunaugen ausserdem noch gewisse, den Wirbelbögen homologe Knorpelstücke. Als Vertreter des ganzen perichordalen Wirbelsystems wird aber allgemein eine Gewebsschicht beschrieben, welche einerseits die Wirbelsaite mit ihrer Scheide, anderseits den Rückgratskanal kontinuirlich einschliesse und in welcher jene knorpeligen Wirbelbogenstücke entständen. — Schon Meckel lässt eine besondere (äussere oder zweite) Scheide der Wirbelsaite sich kontinuirlich aufwärts fortsetzen, um einen Kanal um das Rückenmark und darüber einen zweiten zu bilden, welcher eine braunrothe weiche Masse enthält. Die diskreten Knorpelstücke sollen zur Bildung dieser knorpelig-faserigen Röhre beitragen (No. 4. II. 1. S. 171. 174—176). Rathke stimmt Meckel für den Querder und die Pricke bei (No. 7 S. 68. 69). J. Müller unterscheidet ein mit Gallerte gefülltes Faserknorpelrohr, also die Wirbelsaite mit ihrer Scheide, und einen fibrösen, „Skeletschicht" genannten Ueberzug desselben, „welcher über der Säule in das Dach für das Rückenmark und für das über dem letzteren liegende, zellgewebeartige, schwärzliche Fettzellgewebe übergeht". An der Unterseite der Chorda entsendet die Skeletschicht jederseits „eine Art zusammenhängenden fibrösen Querfortsatzes in der ganzen Länge des Rückgrates"; am Schwanze bilden diese beiden Fortsätze einen dornfortsatzähnlichen Bogen, enthalten aber nur Spuren von Knorpel (No. 5. I. S. 83—85. 88. 89). Stannius schliesst sich vollständig an J. Müller an (No. 11 S. 15. 16). Gegenbaur dagegen bestimmt die Ausdehnung der skeletogenen Schicht etwas

1) Hinsichtlich der ersten Anlage der Chorda und der dabei zu beobachtenden Verschiedenheiten bei den einzelnen Wirbelthierklassen verweise ich übrigens auf meinen, in dieser selben Zeitschrift eben veröffentlichten Aufsatz: Ueber die Entwickelung der Wirbelsaite bei Teleostiern und Amphibien.



anders. „Sie umschliesst nicht nur die Chordascheide und setzt sich in zwei ventrale leistenartige Vorsprünge fort (dieselben „kantigen Längsstreifen“, die am Caudalabschnitte convergiren und den Caudalkanal umschliessen), sondern sie streckt sich auch aufwärts den Rückgratcanal seitlich umschliessend und über demselben ein hohes aber solides Dach vorstellend.“ Dieses Dach „bildet nur einen Abschnitt der skeletogenen Schicht, eine Verdickung derselben, und das von J. Müller als schwärzliches Fettgewebe bezeichnete Gewebe hängt continuirlich mit den übrigen zusammen.“ Unter dem von den früheren Beobachtern angegebenen Kanal sei daher „nur eine Binnenstrecke der skeletogenen Schichte, an der das Gewebe etwas modificirt erscheint“, zu verstehen. Die skeletogene Schicht bestehe aus einer verzweigten Intercellularsubstanz mit grösseren und kleineren Zellen in den blasigen Zwischenräumen; und dieses Gewebe verändert sich in dem verdickten Dach des Rückgratkanals nur dadurch, dass die Zellen sehr fettreich sind oder endlich ganz durch Fetttröpfchen ersetzt würden. Nach aussen wird die Skeletschicht durch faseriges, pigmenthaltiges Bindegewebe abgeschlossen, „sodass die Contourlinie der skeletogenen Schichte sich auf dem Querschnitte im Zusammenhange verfolgen lässt“. In dieser Schicht, welche dem Knorpel näher stehe als dem Bindegewebe, entwickeln sich die Knorpelstücke nicht aus besonderen Anlagen, sondern durch eine allmähliche Umbildung der Intercellularsubstanz (No. 1 S. 48—52). Langerhans gibt kurz an, dass es bezüglich der Skeletschicht leicht gelinge, die Beobachtungen Gegenbaur's zu wiederholen (No. 3 S. 36).

Ich habe meine eigenen Untersuchungen an Petromyzon Planeri und P. fluviatilis angestellt. — An der Wirbelsaite dieser Thiere unterscheidet man einen Gallertkörper und eine denselben einschliessende dicke Scheide (Fig. 1 — 3), welche zu äusserst von einem feindurchlöcherten strukturlosen Oberhäutchen überzogen wird. Den Gallertkörper fand ich im allgemeinen so gebildet wie bei andern Vertebraten: ein unregelmässiges geschlossenes Fächerwerk mit Zellenkernen, welche theils in die Scheidewände eingeschlossen, theils mit Protoplasmaresten denselben angefügt sind und so in die Hohlräume hineinragen (Fig. 4)[1]. An der Aussen-

1) Dass die Kerne nur wandständig liegen und zwar innerhalb einer „unmessbar feinen“ Protoplasmaschicht, welche die ganze Innenwand jedes Raums auskleidete (W. Müller No. 6 S. 331), kann ich nicht bestätigen.

fläche dieses Fächerwerks findet sich eine relativ dicke Rindenschicht von Zellen, welche aber nicht ein Cylinderepithel bilden (Gegenbaur), sondern in Form und Lagerung unregelmässig erscheinen. Die von Gegenbaur bemerkte radiäre Streifung der Chordascheide kann ich nur bestätigen. Da sie ebenso wie die aus der ursprünglichen Wirbelsaite selbst hervorgehenden Kutikularscheiden anderer Wirbelthiere sich dem Gallertkörper aufs engste anschliesst und M. Schultze eine solche, anfangs freilich dünne und völlig strukturlose Scheide aus der Wirbelsaite der Neunaugen hervorgehen sah (No. 10 S. 16. 26), so ist es mehr als wahrscheinlich, dass jene bekannte dicke Hülle des Gallertkörpers der erwachsenen Neunaugen mit jener embryonalen identisch, also als ein integrirender Theil der Wirbelsaite, als deren Kutikularscheide aufzufassen ist.

Sowie nun die Uebereinstimmung der Neunaugen mit anderen Wirbelthieren hinsichtlich der Wirbelsaite eigentlich auf der Hand liegt, so fand man bisher eine fernere Uebereinstimmung im Stammskelet aller Vertebraten auch hinsichtlich der perichordalen Theile, insofern die das Rückenmark und die Wirbelsaite gemeinsam und kontinuirlich einschliessende skeletogene Schicht, welche bei allen anderen Wirbelthieren die einheitliche Grundlage aller perichordalen Wirbeltheile, mithin eine vorübergehende embryonale Bildung sein sollte, bei den Cyklostomen sich in diesem indifferenten ursprünglichen Zustande erhielte. Da ich nun eine solche embryonale Skeletschicht bei den übrigen Vertebraten vergeblich gesucht und daher ihre Existenz bestritten habe (No. 2 S. 403. 415. 417), so musste mir eine Prüfung der bezüglichen Angaben bei den Cyklostomen um so wichtiger sein, als deren Skeletschicht eben in einer beständigen und nicht zu verkennenden Bildung gesehen wird, und desshalb trotz meiner obenerwähnten negativen Befunde der entgegengesetzten Auffassung eine gewichtige Stütze verlieh. Ich habe die betreffenden Untersuchungen in den verschiedenen Körperregionen beider Petromyzonarten angestellt und will die Darstellung dort beginnen, wo die einfachsten Verhältnisse vorliegen, nämlich an der hinteren Schwanzgegend.

An den Querdurchschnitten der hinteren Schwanzgegend[1])

1) Dieselben unterscheiden sich, abgesehen von den dort fehlenden Wirbelbögen, wenig von den Durchschnitten der vorderen Schwanzgegend Fig 1.

erscheint die Wirbelsaite an ihrer oberen Seite abgeplattet, und dort ruht ihr unmittelbar die das Rückenmark einschliessende Röhre (Fig. 1) auf. Dieselbe besteht aus drei Schichten: einer äusseren und einer inneren Faserschicht (Dura und Pia mater nach Reissner No. 8 S. 547) und einem dazwischenliegenden zelligen, mit elastischen Fasern durchsetzten Gewebe, welches über dem Rückenmark bedeutend dicker ist als unter demselben, sodass die breite aber niedrige Lichtung der Röhre sehr excentrisch liegt. Die Dura mater ist relativ dick, und indem ihre Seitentheile in fortlaufender Krümmung sich nach unten und innen in den unteren, der Wirbelsaite anliegenden Theil umbiegen, entsteht jederseits zwischen Dura mater und Chorda eine fortlaufende Rinne. An dieser als Dura mater bezeichneten Haut ist übrigens ein zweifaches Gewebe zu unterscheiden: zu innerst liegt eine feste, fein längsgestreifte Schicht mit eingestreuten spindelförmigen Zellen, und dieser schliesst sich aussen eine Lage von dicken, stark lichtbrechenden und wellig durcheinandergeschlungenen Fasern (Fig. 7) ohne jede Spur von Zellen an. Beide Schichten lassen sich an Längsschnitten gut von einander sondern, und die erstere überwiegt in der unteren, die andere in der oberen Hälfte der Rückenmarksröhre. Der letzteren korrespondirend liegen an der Unterseite der Wirbelsaite die beiden unpaaren Schwanzgefässstämme übereinander (Fig 1); zwischen ihnen und der Chorda befindet sich jederseits gleichfalls eine Rinne.

Alle diese medianen, mehr oder weniger cylindrischen Gebilde, die Rückenmarksröhre, die Wirbelsaite und die Gefässe werden gemeinsam von einer festen Gewebsschicht eingeschlossen, welche eine unmittelbare Fortsetzung sowohl der oberen wie der unteren medianen intermuskulären Sehnenplatte ist. Die dorsale Platte spaltet sich nämlich an der Basis der von ihr eingeschlossenen Flossenknorpel in zwei abwärts divergirende Blätter, welche die genannten Organe umspannen und darunter wieder in der unteren Sehnenplatte zusammenfliessen. Diese Schicht, welche ich vorausgreifend die Sehnenhaut nennen will, bildet über der Rückenmarksröhre ein spitzes Dach, dessen untere Ränder mit den Seitentheilen der Dura mater fest verbunden (vgl. die rechte Seite der Fig. 1) und von da ab in gerader Linie bis zu den Seitenflächen der Wirbelsaite fortgesetzt sind, sodass die obenerwähnten Rinnen dadurch nach aussen abgeschlossen und in dreiseitig prismatische

Räume verwandelt werden. Die weitere Fortsetzung derselben Haut überzieht sodann jederseits die konvexen Seiten der Chorda, um dann unter derselben die neben den Gefässstämmen befindlichen Rinnen ebenso wie die oberen abzuschliessen. Unter der Vene vereinigen sich beide Blätter in der unteren senkrechten Sehnenplatte. Es befinden sich also im Umfange der medianen Organe zwischen diesen und der Sehnenhaut fünf getrennte Räume: der mediane obere Dachraum und die paarigen oberen (epichordalen) und unteren (hypochordalen) Seitenräume. Diese Räume werden überall von einem Gewebe ausgefüllt, welches sich bei genauerer Untersuchung in keinem wesentlichen Punkte von dem Bindegewebe unterscheidet, welches nach aussen von der Sehnenhaut, zwischen dieser und den Muskeln liegt. Es besteht dasselbe überall aus einem ziemlich grossmaschigen Netzwerke, in dessen mehr oder weniger deutlich fibrillären Bälkchen Zellen eingebettet sind. Diese Grundform kann aber je nach der Beschaffenheit und Zahl der Zellen und Bälkchen verschiedene Bilder erzeugen. Im Dachraume der hinteren Schwanzgegend von Petromyzon Planeri fand ich meist ein weites Maschenwerk mit ausserordentlich feinen Strängen, die aber so wenige Zellen enthielten, dass oft ein ganzer Querdurchschnitt kaum eine in einem Knotenpunkt der Stränge erkennen liess; die Zwischenräume zwischen den letzteren waren völlig frei von Formbestandtheilen (Fig. 5). An den gleichen Stellen der vorderen Schwanzgegend sah ich einzelne Partien des Netzwerks ansehnlich verbreitert und dann von kleinen (bis 5 μ), wenig klaren Zellen reichlich durchsetzt, welche auch in den dünneren Strängen einzeln eingeschlossen oder gelegentlich denselben angeschlossen erscheinen, sodass sie in die Lichtung der Maschenräume vorspringen (Fig. 8. 9). Endlich habe ich an denselben Durchschnitten, welche im Dachraum die eben bezeichneten zwei Formen des Netzwerks zeigten, innerhalb der Seitenräume eine weitere Variation desselben angetroffen, welche, wie mir scheint, der Beschreibung Gegenbaur's von der skeletogenen Schicht ausschliesslich zu Grunde lag. Es verbreitern sich nämlich dort die Bälkchen stellenweise derart, dass man im Durchschnitt eine durchlöcherte Membran zu sehen glaubt; diese verbreiterten Bälckchen sind meist ganz von Zellen durchsetzt, welche aber viel grösser als die erstgenannten (durchschnittlich 11 — 12 μ) und besonders klar sind (Fig. 6). Hat man künstlich

gefärbte Präparate vor sich oder solche, an denen die genannten festen Gewebstheile derber sind und daher einen Stich ins Gelbliche zeigen (Petromyzon fluviatilis), so ist es nicht schwer, die breiten Stränge und ihre Zellen von den mit klarer Flüssigkeit gefüllten Maschenräumen zu unterscheiden, welche mit seltenen, mir übrigens nicht ganz unzweifelhaften Ausnahmen keine Zellen enthalten. Anders gestaltet sich die Sache, wenn man ungefärbte und zarte Präparate dieser Art namentlich von Petromyzon Planeri untersucht, wo die Zellen und Maschenräume gleich durchsichtig sind und daher die innerhalb der letzteren aus der Tiefe hindurchschimmernden Kerne dieselben als grosse Zellen erscheinen lassen können. Doch gelingt es auch an solchen, gerade wegen ihrer grossen Durchsichtigkeit ungünstigen Objekten neben manchen zweideutigen Bildern Stellen aufzufinden, wo zwischen grösseren oder kleineren Zellengruppen ganz unzweifelhaft leere Räume sich befinden, deren Wände erst Zellen enthalten. Folglich lässt sich auch dort die netzartige Grundform wiedererkennen, die an anderen Orten des gleichen Gewebes ganz unzweideutig hervortritt; um so mehr als die kontinuirlichen Uebergänge aus der einen in die andere Variation jener Grundform ganz gewöhnlich sind. Dies lässt sich namentlich an den grösseren zusammenhängenden Massen des Bindegewebes ausserhalb der Sehnenhaut konstatiren (Fig. 7. 11. 12), welches nicht nur dieselbe Beschaffenheit hat wie das Innere der geschlossenen perichordalen Räume, sondern wie ich zeigen werde, mit demselben vielfach kontinuirlich zusammenhängt.

Vergleicht man diese Befunde mit Gegenbaur's bezüglicher Beschreibung und Abbildung, so erhellt, dass seine „Intercellularsubstanz“ dem aus faseriger Grundmasse gebildeten und alle Zellen einschliessenden Netzwerk, also der Gesammtheit der von mir beschriebenen geformten Gewebstheile entspricht, und dass wenigstens ein Theil seiner „Zellen“ durch die bloss mit Flüssigkeit gefüllten Maschenräume des Netzwerks vorgetäuscht wurden. Eine solche Täuschung erklärt sich aber sehr leicht dadurch, dass Gegenbaur gerade jene oben bezeichneten weniger deutlichen Stellen untersuchte, wo auch die grössten in den erweiterten Strängen eingeschlossenen Zellen den Durchmesser der kleineren Lücken erreichen. Eine weitere Bestätigung meiner Ansicht findet sich in der noch zu beschreibenden Knorpelbildung.

Ueberall, wo das netzförmige Gewebe vorkommt, sieht man sehr häufig grössere oder kleinere Fetttröpfchen in den sonst leeren Maschenräumen suspendirt (Fig. 1. 8. 11. 12), aus welchen wahrscheinlich auch die von vielen nadelförmigen Krystallen durchsetzte käsige Masse hervorgeht, welche bisweilen jene Lücken ausfüllt. Dass diese Fetttröpfchen nicht etwa umgebildete Zellen seien, scheint mir mit Sicherheit daraus hervorzugehen, dass ihre Grösse häufig genug unter das Mass der kleinsten Zelle hinabsinkt, und dass ich, wo sie fehlten, niemals (ausser den erwähnten seltenen und zweifelhaften Ausnahmen) freie Zellen gesehen habe. Sie werden daher wohl aus den Zellen des Netzwerks selbst abstammen. Was ihre Verbreitung betrifft, so habe ich weder den Dachraum, das Fettgewebe J. Müller's, ausnahmslos fetthaltig gesehen (Fig. 2. 3), noch das Fett an anderen Stellen durchweg vermisst, dasselbe vielmehr in allen Theilen des beschriebenen Gewebes auch ausserhalb der Sehnenhaut gleichzeitig bald reichlicher, bald nur spurweise angetroffen. Mag daher auch seine Menge im Dachraum gewöhnlich überwiegen, so lässt sich dessen Inhalt desshalb doch nicht als ein besonderes Gewebe bezeichnen. Ebensowenig sind die Pigmentzellen, welche gewöhnlich die Aussenfläche der Sehnenhaut überziehen und sich im angrenzenden Bindegewebe verbreiten, von jenen Räumen ausgeschlossen (Fig. 1—3. 13). — Endlich wird die netzförmige Bindesubstanz an allen Orten gleicherweise nach allen Richtungen von langen geraden Strängen durchkreuzt, von denen ein Theil innerhalb des Gewebes zu entspringen und zu enden, also die Rolle von Stützfasern zu spielen scheint. Aber die meisten und besonders die stärkeren dieser cylindrischen und glänzenden Stränge oder Fäden haben eine andere Bedeutung. Schon auf Querdurchschnitten (Fig. 1—3) sieht man sie oft deutlich zwischen den Muskeln und der Sehnenhaut ausgespannt; horizontale Längsschnitte (Fig. 13) zeigen, dass als Fortsetzung jeder zwischen zwei Muskelsegmenten befindlichen Sehnenplatte medianwärts ein Bündel solcher Stränge oder Sehnenfäden hervortritt, welche divergirend und unter spitzen Winkeln gegen die Sehnenhaut ausstrahlen. Dieser Befund ergibt sich ganz gleich in jeder Höhe der Sehnenhaut und erweist die langen geraden Fasern des Netzwerks überall als Sehnenfäden. An der Sehnenhaut angelangt, biegen sie entweder in deren Fläche um und bilden sie eben durch ihre gegenseitige Verflechtung (Fig. 7),

oder sie durchsetzen dieselbe, wo sie nicht unmittelbar an die medianen Organe stösst, und durchziehen dann das darunterliegende netzförmige Gewebe, bis sie die Dura mater, die Wirbelsaite oder die Kaudalgefässe erreichen und an deren Oberfläche in einer ähnlichen Schicht von verflochtenen Fäden sich befestigen, als woraus die insbesondere so bezeichnete Sehnenhaut besteht (Fig. 1. 2). Daher sind die bezüglichen Räume nicht nur nach aussen, sondern auch nach innen gegen die anstossenden Organe von Sehnenschichten begrenzt, welche aber nirgends als selbstständige Häute, sondern lediglich als die flächenhaft ausgebreiteten Ansätze der Muskelsehnen sich darstellen. Dass diese Sehnenansätze sich nicht durchweg der Oberfläche der medianen Organe anschliessen, sondern mit ihrer ganzen Masse nur die Seiten der Wirbelsaite überziehen und von dort aus mit dem grössten Theil ihrer Fasern die Rückenmarksröhre und die Kaudalgefässe nur tangential berühren, um alsdann in die obere und untere senkrechte Zwischenmuskelplatte auszulaufen, hat wohl seinen Grund darin, dass gerade eine grössere Anzahl der isolirt verlaufenden Sehnenfäden schon ursprünglich jene tangentiale Richtung besass und die dabei zusammentreffenden sich allmählich hautartig durchflochten. Die wichtige Folge davon ist aber, dass dadurch die Rückenmarksröhre und die Kaudalgefässe den Zerrungen durch die ganzen Sehnenansätze sich entziehen und doch durch die theilweise Verbindung mit denselben eine schützende Hülle erhalten und in ihrer Lage fixirt werden. Uebrigens sind auch in der Schwanzgegend die Bildung und der Verlauf der die medianen Organe umspannenden Sehnenhaut nicht so regelmässig als es aus den meisten Durchschnitten hervorzugehen scheint. In einigen Präparaten ist der Durchschnitt dieser Haut neben den Seitenräumen undeutlich oder unterbrochen, ja er mag selbst bisweilen ebenso wie ich es vom Rumpfe beschreiben werde, ganz fehlen, d. h. die Sehnenfäden können an diesen Stellen, statt sich zu einer die bezüglichen Räume überspannenden Haut zu verflechten, insgesammt die letzteren durchsetzen, um sich erst an der Wirbelsaite unmittelbar zu befestigen (vgl. die linke Hälfte der Fig. 2). Natürlich bleiben alsdann die epi- und hypochordalen Seitenräume an jenen Stellen nach aussen offen, also ihr Inhalt eine einfache, kontinuirliche Fortsetzung des übrigen Bindegewebes.

Die ganze voranstehende Beschreibung bezieht sich zunächst



auf die hintere Schwanzhälfte unserer Thiere. Für die vordere Schwanzgegend wäre in das gegebene Bild noch ein Element einzutragen: die knorpeligen Bögen (Fig. 1). Sie sitzen mit ihren Basen innerhalb der oberen Seitenräume unmittelbar der Wirbelsaite auf, krümmen sich dann aufwärts um die Aussenseite der Dura mater, wobei sie deren Verbindung mit der Sehnenhaut unterbrechen, und verlaufen dann an der Innenseite der letzteren im Dachraum, ohne dessen obere Kante und die dort beginnenden Flossenknorpel zu erreichen oder sich mit den gegenüberliegenden Bögen zu verbinden. In jedem Segment des Schwanzes liegen zwei korrespondirende Paare solcher dorsalen Bögen; ventrale Bögen existiren bei den beiden von mir untersuchten Arten von Neunaugen nicht und kann der Anschein von Knorpel in den hypochordalen Seitenräumen wohl nur durch die stellenweise angehäuften Zellen des Netzwerks hervorgerufen werden (vgl. Fig. 6). In Bezug auf das Gewebe jener als Wirbelbögen zu deutenden Stücke unterscheiden sich aber die beiden Arten von Petromyzon in der Weise, dass sie gewissermassen zwei Entwickelungsstufen jener Organe darstellen. Bei Petromyzon Planeri kann man die Wirbelbögen an den Basen und Spitzen unmittelbar in das anstossende Gewebe übergehen sehen. Die verjüngten Spitzen (Fig. 8) schlängeln sich gleichsam zwischen den Maschen hindurch und laufen ohne scharfe Grenze in verbreiterte Balken des Netzwerkes aus, deren reichliche Zellen übrigens zu der kleinen Form gehören, sodass die daraus hervorgehenden Knorpelzellen (c. 5 μ) hinter der Durchschnittsgrösse der zweiten Zellenform (c. 12 μ) zurückbleiben. Beim Uebergange aus dem einfachen Balkenwerk in das Gewebe des Wirbelbogens erscheinen die Zellen des ersteren vermehrt und etwas vergrössert und in Folge dessen dicht zusammengedrängt; auch zeigt sich an ihnen ein stark lichtbrechender Saum, das Bild einer nach aussen abgeschiedenen Membran oder Kapsel. Die darauffolgenden Zellen sind, bei der fortgesetzten Vermehrung unter Ausschluss jeder wahrnehmbaren Zwischensubstanz eng zusammengeschlossen und polyedrisch gegen einander abgeplattet; ihre Kapseln sind stärker und deutlicher geworden aber nicht mit einander verschmolzen, sodass die Grenzen der ursprünglichen Zellen vollkommen erhalten bleiben. Und dies ist bereits das durchgehende Gewebe der Wirbelbögen, welches also im wesentlichen den von mir beschriebenen Knorpelanlagen in der

hinteren Schädelbasis der Anurenlarven gleicht (No. 2 S. 360 u. flg.). — Die Basis des Wirbelbogens (Fig. 9) zeigt seitlich, namentlich nach aussen, einen ebensolchen Uebergang in das anstossende Netzwerk wie die Spitze; am übrigen Körper des Bogens grenzt sein Gewebe unmittelbar an die leeren Maschen oder an das Balkenwerk, ohne jene Uebergänge der zelligen Elemente, sodass die Ausbreitung des Knorpels wahrscheinlich nur an der Basis und der Spitze stattfindet. In Uebereinstimmung damit, dass die letztere innerhalb der hin- und hergebogenen Balkenzüge vorrückt, zeigt übrigens auch der Mitteltheil des Bogens keine geraden, sondern unregelmässig wellig verlaufende Konturen. — Aus diesem Wachsthum der Bögen und aus dem Uebergange ihres Gewebes in dasjenige des Netzwerkes lässt sich aber mit genügender Sicherheit entnehmen, dass sie sich nur innerhalb der erweiterten Netzstränge oder der „Intercellularsubstanz" Gegenbaur's und unter Ausschluss der für Zellen gehaltenen rundlichen Lücken entwickeln, welche Gegenbaur direkt in die Knorpelzellen sich verwandeln lässt.

Bei den erwachsenen Petromyzon fluviatilis fehlen die eben beschriebenen Uebergänge des Bogenknorpels in das anstossende Gewebe des Netzwerks (Fig. 10); er ist fertig gesondert und besitzt an seiner Oberfläche bereits eine Art Perichondrium, eine Verdickung der sie umspinnenden Bindegewebsstränge. Im Innern bietet der Wirbelbogen ganz das Bild eines hyalinen Knorpels: polyedrische Zellen mit mehr oder weniger abgerundeten Ecken liegen in einer klaren Zwischensubstanz meist so angeordnet, dass die einander zugekehrten Flächen parallel verlaufen, und die Zwischensubstanz erscheint in denselben Richtungen mehr oder weniger geschichtet. Theilungen der Zellen und Trennung der Tochterzellen durch neue Wände der Zwischensubstanz sind überall leicht nachweisbar. Die Rinde des Wirbelbogens ist ebenso wie beim Hyalinknorpel durch eine andere Form und Anordnung der Zellen ausgezeichnet: dieselben sind klein und parallel der Oberfläche des Knorpels oft bis zur Unkenntlichkeit zusammengepresst, sodass sie alsdann eher kurzen Spalten der Zwischensubstanz gleichen. Hält man nun den Befund an den Wirbelbögen von Petromyzon Planeri dagegen, so dürfte es mehr als wahrscheinlich sein, dass das jedenfalls weiter differenzirte Knorpelgewebe von Petromyzon fluviatilis aus einem gleichen Zustande hervorging, indem die sich berührenden Kapseln der jüngeren

Zellen miteinander verschmolzen und dadurch die Zwischensubstanz bildeten. Wenn die letztere auch klarer und fester erscheint als im gewöhnlichen Hyalinknorpel und sich von demselben vielleicht auch chemisch merklich unterscheidet, so darf doch dieses Gewebe der Wirbelbögen der Neunaugen mit Rücksicht auf seine Entstehung, sein Wachsthum und seine fertige Bildung im allgemeinen einem gewöhnlichen Hyalinknorpel gleichgestellt werden.

Nachdem ich die Gewebe, welche die medianen Organe im Schwanze der Neunaugen einschliessen, genauer beschrieben, kann ich ihre Fortsetzung im Rumpfe kürzer behandeln, da sie nicht viele Abweichungen darbietet. Am Rumpfe von Petromyzon Planeri sind wiederum zwei Regionen zu unterscheiden, die vordere und zwar wesentlich die Kiemengegend und der dahinterliegende grössere Abschnitt. Im letzteren (Fig. 2) ist das Durchschnittsbild, welches wir im Schwanze kennen lernten, dadurch abgeändert, dass an Stelle des Kaudalkanals die gesammte Bauchhöhle getreten ist. Zugleich hat sich die Kaudalvene in zwei mächtige Gefässe getheilt, welche zu beiden Seiten der Aorta treten, sodass die hypochordalen Seitenräume aus- und aufwärts verschoben, nach unten weit divergiren. Die beiden Blätter der Sehnenhaut berühren daher auch die Wirbelsaite nur mehr tangential und setzen sich vom Aussenrande der von ihnen bedeckten Venen ganz kontinuirlich auf das Peritoneum fort. Der Dachraum ist in der bezeichneten Rumpfgegend, namentlich in ihrer Mitte bedeutend grösser als im Schwanze und rund gewölbt; nur an einzelnen Stellen zeigt er einen unvollkommenen Zusammenhang mit den epichordalen Seitenräumen, indem die Verbindung der Sehnenhaut mit der Dura mater dort gelockert und auf wenige zwischen ihnen schräg ausgespannte Stränge reducirt ist. Die Beschaffenheit aller bezüglichen Gewebe ist die gleiche wie im Schwanze; nur muss hervorgehoben werden, dass gerade im mittleren Rumpfe der untere Theil der Sehnenhaut von der Rückenmarksröhre abwärts, auf Querdurchschnitten häufiger fehlt, wo daher die von den Muskeln herkommenden Sehnenfäden sämmtlich sich unmittelbar an der Wirbelsaite befestigen und der Inhalt der epi- und hypochordalen Seitenräume als ungesonderter Theil des allgemeinen Bindegewebes erscheint (vgl. die linke Hälfte von Fig. 2). — Bei Petromyzon Planeri fehlen die Wirbelbögen in dieser Gegend, während bei P. marinus und fluviatilis ihre Reihe vom Kopf bis zum

Schwanz ununterbrochen verläuft, wobei sie aber im mittleren und hinteren Rumpfe auffallend unregelmässig gebildet und angeordnet sind.

Beim Uebergange in die Kiemengegend (Fig. 3) wird der Dachraum über der Rückenmarksröhre unter Wiederherstellung der dreieckigen Form immer kleiner, bis er ganz vorn völlig schwindet. Im Uebrigen ist er dort der einzige von einer kontinuirlichen Sehnenhaut abgeschlossene Raum, indem die Sehnenfäden weiter unten direkt an der Wirbelsaite oder den Wirbelbögen sich befestigen, welche dort auch bei P. Planeri wiedererscheinen, aber andere Lagebeziehungen aufweisen als im Schwanze. In der geraden Verlängerung jeder lateralen intermuskulären Sehnenplatte liegt ein stärkerer Wirbelbogen (Fig. 13), dessen deutlich verbreiterte Basis sich allerdings nicht immer unmittelbar an die Wirbelsaite heftet, aber doch in der Rinne zwischen dieser und der Rückenmarksröhre oder doch nur wenig tiefer (P. fluviatilis), also ohngefähr an derselben Stelle liegt, wo auch die kaudalen Wirbelbögen wurzeln (Fig. 3). Statt nun aber wie die letzteren in den Dachraum hinein und an der Innenseite der Sehnenhaut medianwärts gekrümmt hin aufzuwachsen, erheben sich jene Wirbelbögen der Kiemengegend auswärts von jenen Theilen, sodass die korrespondirenden Paare nach oben divergiren. Dabei dienen sie einem Theil der ausstrahlenden Sehnenbündel zum unmittelbaren Ansatz und ihre Spitzen dringen sogar zwischen die bezüglichen Muskelsegmente selbst ein. Dicht über ihrer Basis sind sie von einem Spinalnerv durchbohrt. Ausser diesen Bögen, welche zweifellos den gleichfalls intersegmental gelagerten Wirbelbögen anderer Vertebraten zu vergleichen sind, besitzt aber die Kiemengegend der Neunaugen noch andere zur Wirbelsaite in Beziehung stehende Knorpelbildungen. Zwischen je zweien der ersteren findet sich bei Petromyzon Planeri und fluviatilis bisweilen ein ähnlicher, aber viel schwächerer und meist rudimentärer Bogen, sodass auch dort eine Verdoppelung der Wirbelbögen in jedem Segment, wenn auch weniger regelmässig als im Schwanze vorkommt (Fig. 13 wb′). J. Müller, welcher diese Verdoppelung zuerst erkannte (No. 5 I. S. 88), hat desshalb die Wirbelbögen der Neunaugen mit den Bögen und Interkalarknorpeln der Selachier verglichen. Die Richtigkeit dieses Vergleichs ist für die Kiemengegend der Neunaugen ganz evident, da dort, wie ich eben zeigte, die den eigentlichen

Wirbelbögen anderer Vertebraten durch ihre Lage entsprechenden intersegmentalen Bogenpaare durch ihre regelmässige Ausbildung als die primären, die dazwischen eingeschalteten durch Unbeständigkeit in Vorkommen und Form als die sekundären Bildungen erscheinen. Die kaudalen Wirbelbögen der Neunaugen kann man wegen ihrer Verdoppelung allerdings ebenso deuten; doch ist es mir nicht gelungen, sie nach Lage und Ausbildung ebenso bestimmt zu unterscheiden. Noch unregelmässiger sind wie erwähnt die Wirbelbögen der mittleren und hinteren Rumpfgegend von P. fluviatilis. — Ueber die hypochordalen Knorpelstreifen der vordersten Rumpfgegend habe ich keine Erfahrungen.

Ich habe nun zu untersuchen, in wieweit meine Befunde an den perichordalen Geweben der Neunaugen die früheren Untersuchungen bestätigen oder von ihnen abweichen. — Alle Beobachter sprechen von einer kontinuirlichen Gewebsschicht, welche die Wirbelsaite und das Rückenmark umschliesse und der die knorpeligen Wirbelstücke angefügt oder in ihr eingebettet seien. Wenn aber J. Müller, abgesehen von den noch allgemeineren Beschreibungen seiner Vorgänger, diese Skeletschicht einfach als fibröses Gewebe bezeichnet, welches ausser dem Ueberzug der Chorda die hypochordalen Kanten (untere Seitenräume) und das doppelte Dach für das Rückenmark und das darüberliegende Fettgewebe bildet, so liegt es auf der Hand, dass er vorherrschend das, was ich als Sehnenhaut bezeichne, im Auge hatte und den besonderen Inhalt der Seitenräume überhaupt nicht beachtete. Erst Gegenbaur machte auf den übereinstimmenden Inhalt der letzteren und des Dachraums aufmerksam und glaubte darin eben das dem Bindegewebe und dem Knorpel gleich nahe verwandte eigenthümliche Gewebe der Skeletschicht zu erkennen, welche in kontinuirlicher Ausbreitung aber verschiedener Mächtigkeit die medianen Organe umschliesse. Ich kann aber nach meinen Untersuchungen weder eines der von Gegenbaur angegebenen Merkmale der Skeletschicht, noch überhaupt ihre Existenz bestätigen. Ich habe es bereits ausgesprochen und glaube es in Gegenbaur's eigener Abbildung von diesem Gewebe (No. 1 Fig. 3) bestätigt zu finden, dass er seine Ansicht über dasselbe aus jenen weniger klaren Bildern schöpfte, welche Zellen und Gewebstücken leicht verwechseln lassen. Ich habe aber ausser diesen weniger leicht aufzulösenden Bildern in grosser Zahl andere viel günstigere Stellen desselben

Gewebes kennen gelernt, aus denen sich seine Grundform mit grösster Deutlichkeit offenbart: sie besteht eben nicht bloss aus einer Intercellularsubstanz mit darin eingeschlossenen Zellen, sondern aus einem weitmaschigen Netzwerk von feingefaserten und mit Zellen durchsetzten Strängen, dessen rundliche, mit Flüssigkeit und bisweilen mit Fett gefüllte Zwischenräume Gegenbaur ebenfalls für grosse Zellen oder genauer gesagt, für Zellenräume hielt[1]). Für meine obige Ansicht spricht auch, wie erwähnt, der Vorgang der Knorpelbildung, welcher gerade bei Petromyzon Planeri, den Gegenbaur nicht untersucht hat, sich besonders charakteristisch darstellt. Denn ich fand dabei, dass der Knorpel nicht durch Umbildung der gesammten Gewebsmasse, sondern nur in den Netzsträngen und mit Ausschluss der sie trennenden rundlichen Lücken oder der angeblichen Zellen entsteht, so dass auch daraus der Charakter des zu Grunde liegenden Gewebes als einer netzförmigen Bindesubstanz eine weitere Bestätigung findet.

Alles dies beweist zunächst freilich nur, dass die sogenannte Skeletschicht die Textur nicht hat, welche Gegenbaur für sie annimmt; ihre allgemeinere Bedeutung wird dadurch noch nicht beeinträchtigt. Wichtiger scheint mir daher das weitere Ergebniss, dass sie histiologisch mit dem übrigen Bindegewebe völlig übereinstimmt, wie ich es in der Beschreibung auseinandergesetzt habe. Denn in Folge dieser Thatsache, welche unverändert bleibt, ob man nun die eine oder andere Ansicht von der Textur des Gewebes hat, könnte von einer besonderen Skeletschicht nur noch dann die Rede sein, wenn sie von dem übrigen Bindegewebe irgendwie bestimmt geschieden wäre, ein zusammenhängendes Ganze bildete und sich als die ausschliessliche Grundlage für die Skeletbildungen des Wirbelsystems erwiese. Aber auch diese Bedingungen treffen durchaus nicht zu. Die geforderte Abgrenzung könnte man allerdings, solange man sich auf die Untersuchung der hinteren Körperregionen beschränkt, darin zu sehen glauben, dass die Sehnenhaut ununterbrochen die bezüglichen perichordalen Theile umschliesst (Fig. 1). Aber einmal kann die letztere durchaus nicht für ein zur

1) Er sagt S. 49: „In den grossen Räumen füllt das letztere (das Protoplasma) nur einen Theil aus, sodass ich annehmen muss, dass die Zellen, vielleicht durch Austritt einer Flüssigkeit, collabirt seien. Vollständig werden die kleinen Räume ausgefüllt.“

angeblichen Skeletschicht gehöriges Gebilde gelten, wie die kutikulare oder fibröse Grenzschicht anderer gesonderter Organe; sondern als hautartige Verflechtung der Muskelsehnen steht sie zur Herstellung der perichordalen geschlossenen Räume nur in sekundärer, gewissermassen zufälliger Beziehung. Dies ergibt sich ganz unzweideutig, wenn man die mittleren und vorderen Körperregionen mit berücksichtigt (Fig. 2. 3), wo die Muskelsehnen, statt sich über die vermeintliche Skeletschicht hautartig auszuspannen, insgesammt direkt bis zur Wirbelsaite verlaufen; denn dort präsentirt sich der Inhalt der in anderen Regionen abgeschlossenen Seitenräume oder eben ein grosser Theil der skeletogenen Schicht als Theil des allgemeinen Bindegewebes ohne die geringste Absonderung gegen dessen übrige Masse. — Ferner ist die „Skeletschicht" gar keine zusammenhängende Bildung. Den Dachraum und die vier Seitenräume habe ich, vielleicht mit Ausnahme einiger Stellen im Rumpfe, durch die Anheftung der Sehnenhaut an die Seiten der Dura mater und der Chorda ganz getrennt gefunden; und da man die Sehnenhaut als skeletbildenden Theil jedenfalls nicht wird ansprechen wollen, — besonders da sie auch bei anderen Vertebraten, z. B. dem Stör, in derselben Ausdehnung ausserhalb des Wirbelskelets vorkommt —, so bestände die „Skeletschicht", selbst wenn sie vom übrigen Bindegewebe vollständig gesondert wäre, was aber nicht der Fall ist, aus fünf getrennten Stücken und fehlte gerade an den Seiten der Chorda ganz! — Endlich habe ich gezeigt, dass wenigstens die vorderen Wirbelbögen im allgemeinen Bindegewebe und sogar deutlich ausserhalb des einzigen dort noch übrigen Stückes der abgegrenzten „Skeletschicht", nämlich des Dachraums entstehen. Uebrigens müssen die vermeintlichen genetischen Beziehungen des letzteren zum Skelet schon deshalb zweifelhaft werden, weil ganz solche fetthaltige und ebenso gelagerte Bindegewebsmassen sich auch bei anderen Fischen (z. B. Esox) finden, dort aber nachweisbar lange nach den Wirbelbögen und erst in dem Masse sich entwickeln, als das Rückenmark im Wachsthum hinter den Wirbelbögen zurückbleibt und dadurch zwischen beiden weite Lücken entstehen[1]). Was kann also die Bedeutung einer Skeletschicht bei den Neunaugen noch beweisen und ihren Namen

1) Auch die bekannten Fettmassen im Schädel mancher Fische dürften in dieselbe Kategorie gehören.

rechtfertigen? Nach ihrer Textur gehört sie zum übrigen Bindegewebe und stellt zum Theil auch ganz ungesonderte Abschnitte desselben dar; ferner ist sie überhaupt keine kontinuirliche „Schicht“ und die Skelettheile des Wirbelsystems entstehen theilweise ausser ihr. Ich glaube daher, dass selbst ein Theil dieser Thatsachen schon den Schluss rechtfertigte, dass die Annahme einer besonderen Skeletschicht bei den Neunaugen unbegründet ist, und dass die einzigen mit der Wirbelsaite sich verbindenden Skelettheile dieser Thiere, nämlich die knorpeligen Wirbelbögen, gerade so wie bei allen übrigen Vertebraten in getrennten Anlagen innerhalb des allgemeinen perichordalen Bindegewebes sich entwickeln.

Nach J. Müller (No. 5 I. S. 25. 28) verhalten sich die Myxinoiden bezüglich ihres Stammskelets gerade so wie die Larven der Neunaugen und unterscheiden sich daher von den erwachsenen Petromyzonten nur durch den Mangel der knorpeligen Bögen. Alles, was über die angebliche Skeletschicht der Neunaugen gesagt wurde, wird also auch für die Myxinoiden gelten dürfen. Die Cyklostomen bieten daher zwei aufeinanderfolgende Stufen in der Ausbildung des Wirbelsystems dar, wovon die bei den Myxinoiden vorgefundene überhaupt die einfachste Form dieses Organsystems darstellt, indem dort von allen Theilen, welche dasselbe bei den übrigen Wirbelthieren zusammensetzen, nur ein einziger und zwar der ontogenetisch überall erste vorkommt, — die Wirbelsaite. Bei den Neunaugen kommen dazu die denselben angefügten knorpeligen Bögen, welche sich aber, aufwärts wachsend, nicht etwa der Rückenmarksröhre, sondern dem aktiven Bewegungsapparat anschliessen, indem sie überall zur Aufnahme der Muskelsehnenansätze dienen, dagegen bis auf den untersten Abschnitt von der Rückenmarksröhre weit abstehen; wo sie zu einer Vereinigung von beiden Seiten her über derselben hinneigen, folgen sie lediglich der ebenso verlaufenden Sehnenhaut, wo die letztere aber gerade in den unteren Abschnitten fehlt (Kiemengegend), liegen sie sogar ausserhalb des Dachraums und dringen selbst divergirend zwischen die Muskeln ein. Da nun das Wirbelsystem der Neunaugen die ursprünglichen Verhältnisse darbietet, so bestätigt das Gesagte meine schon früher ausgesprochene Ansicht, welche freilich bei höheren Vertebraten weniger leicht zu vertheidigen ist, dass die Beziehungen der Wirbelbögen zum Muskelsystem die primären, diejenigen zur Rückenmarksröhre die sekundären sind. Bei Petro-

myzon Planeri und fluviatilis habe ich nur obere Wirbelbögen kennen gelernt; wenn auch P. marinus Rudimente von unteren Bögen besitzt (Gegenbaur), so müssten sie immerhin als die phyletisch jüngeren Bildungen angesehen werden. Ebenso lässt es sich, wie ich oben erörterte, wahrscheinlich machen, dass die regelmässig intersegmentalen jener oberen Wirbelbögen der Neunaugen, welche allein allen übrigen Vertebraten zukommen, die primären sind, während die Interkalarstücke als spätere und untergeordnete Bildungen auch nur bei einer beschränkten Zahl von Formen (Selachier, Ganoiden) erhalten bleiben.

Anhang: über die Spinalnerven der Neunaugen.

Bei der Untersuchung des Wirbelsystems der Neunaugen sind mir einige bemerkenswerthe Befunde an den Spinalnerven derselben aufgestossen, welche ich hier anhangsweise mittheile, weil diese Nerven in eigenthümlichen Beziehungen zu den Wirbelbögen stehen. Schlemm und d'Alton sahen die Spinalnerven der Neunaugen durch eine knorpelig-sehnige Masse aus der Rückenmarksröhre hervortreten und sich darauf je in einen dorsalen und einen ventralen Ast theilen; doppelte Wurzeln dieser Nervenstämme innerhalb der Rückenmarksröhre vermochten sie nicht deutlich zu erkennen (No. 9 S. 272). J. Müller sah bei Bdellostoma und Petromyzon den ersten Spinalnerv mit zwei übereinanderliegenden Wurzeln vom Rückenmark entspringen, von denen die obere eine wahrscheinlich gangliöse Anschwellung besass (No. 5 III. S. 28. 29). Für die übrigen Spinalnerven konnte nur festgestellt werden, dass innerhalb eines Segments stets zwei Nervenstränge zur Seite der Wirbelsaite abwärts verlaufen, um sich weiter unten zu einem Stamm zu vereinigen; der Ursprung dieser beiden Wurzeln blieb zweifelhaft, auch konnten sie als motorische und sensible nicht unterschieden werden, da ein Ganglion nicht aufzufinden war. Owsjannikow[1]) behauptet dagegen, dass die beiden Wurzeln,

1) Owsjannikow's Dissertation (Disquisitiones microscopicae de medullae spinalis textura, inprimis in piscibus factitatae, Dorp. Liv. 1854) ist mir im Original nicht zugänglich gewesen; ich kann mich daher nur auf den ausführlichen Auszug aus derselben von Funke in Schmidt's Jahrbüchern der gesammten Medicin 1855 Band 86 S. 284 beziehen.



mit denen die Spinalnerven aus dem Rückenmark entspringen, bereits mit einander zum Stamm verbunden die Rückenmarksröhre durch ein Intervertebralloch verlassen und dass die obere Wurzel, also innerhalb jener Röhre, Ganglienzellen von 0.003—0.005 mm enthalte. Reissner schliesst sich darin wesentlich Owsjannikow an. „An den Stellen, an welchen die Spinalnerven aus den Oeffnungen des Rückgratcanals, die den Foramina intervertebralia entsprechen, hervorkommen und zum Rückenmark treten, werden Canäle zu ihrer Aufnahme gebildet.“ „Durch diese Canäle verlaufen die Fasern der oberen und unteren Wurzeln zu einem Bündel vereinigt bis zum äussersten Rande des Rückenmarkes, weichen dann als obere und untere Wurzelbündel, in denen die Fasern gleichzeitig nach vorn und hinten divergiren, auseinander“ (No. 8 S. 548). Langerhans bemerkt: „Die Ganglien liegen unmittelbar der skeletogenen Schicht an; und zwar zum Theil dem ramus dorsalis, zum grösseren aber an der Theilungsstelle der Spinalnerven. Alle rami dorsales liegen, wie dies Schlemm und d'Alton von denen des vorderen Abschnittes des Rückenmarkes angegeben haben, dem N. lateralis aussen unmittelbar auf“ (No. 3 S. 98).

Vergleicht man alle diese Angaben mit einander, so ergeben sich darin einige nicht ganz unwesentliche Widersprüche, welche aber bisher noch gar nicht aufgeklärt worden sind: J. Müller sieht die doppelten Wurzeln weit ausserhalb der Rückenmarksröhre sich zum Stamm verbinden, die Anderen finden die Bildung dieses Stammes innerhalb jener Röhre; Owsjannikow beschreibt das Spinalganglion an der oberen Wurzel, Langerhans am R. dorsalis, ohne dass jedoch der Eine die Angaben des Anderen positiv und überzeugend widerlegte. Fragen wir nun zuerst nach dem eigentlichen Ursprung der Spinalnerven aus dem Rückenmark und ihrem Austritt aus der Rückenmarksröhre, so scheinen ausser J. Müller, der darüber nichts bestimmtes anzugeben weiss, alle Beobachter wenigstens darin übereinzustimmen, dass alle aus der Rückenmarksröhre austretenden Nerven gleichwerthige Spinalnervenstämme sind, welche innerhalb jener Röhre mit einer oberen und einer unteren Wurzel entspringen, ausserhalb derselben in einen dorsalen und einen ventralen Ast sich theilen und ein Ganglion besitzen, wenn dieses auch an verschiedene Stellen verlegt wird.

Ich kann nun diese Darstellung nicht bestätigen. Beginnt

man die Untersuchung in der vorderen Rumpfgegend, so lässt sich in jedem Segment ein relativ starker Nerv leicht nachweisen, der eben die intersegmentalen Wirbelbögen nahe ihrer Basis durchbohrt und sich gleich darauf in zwei starke, diametral auseinandergehende Aeste spaltet, einen dorsalen, der nach aussen vom Seitennerv aufsteigt, und einen ventralen, welcher an der Wirbelsaite hinabzieht (Fig. 3. 13). Was nun den Rückenmarksursprung dieser Nerven betrifft, so habe ich ihre Fasern auf dem Wege von der Dura mater bis in das Rückenmark allerdings divergiren sehen; dies geschieht aber nur in horizontaler Richtung und immer in einem einzigen, pinselförmigen Bündel, welches am Rande des Rückenmarks angelangt, sich vollständig unter dasselbe hinabbiegt und noch eine Strecke an der Aussenseite der Pia mater verläuft, ehe es in das Rückenmark eintritt (Fig. 11. 13). Dieser Ursprung bloss von der Unterseite des Rückenmarks beweist, dass unsere Nerven nur eine Wurzel haben; denn die Divergenz der Fasern findet sich auch, wie ich sehe, an den motorischen Spinalnervenwurzeln der Selachierembryonen, welche sogar in zwei bis drei gesonderte Stränge zerfallen, ohne dass dadurch die Einheit der ganzen Wurzel zweifelhaft würde. Wenn obere Nervenursprünge am Rückenmark der Neunaugen ganz gewiss existiren, wie ich gleich auseinandersetzen will, so hat sie doch Niemand in einem Querdurchschnitt zugleich mit den ebengenannten unteren Nervenursprüngen, noch weniger einen Zusammenfluss dieser zweierlei Nerven innerhalb der Rückenmarksröhre gesehen. Langerhans zeichnet freilich das Erstere, bemerkt aber dazu, dass die Abbildung nach zwei verschiedenen Präparaten zusammengesetzt sei (No. 3 Taf. VIII Fig. 1 und S. 112). Von Ganglienzellen einer oberen Wurzel kann daher bei den besprochenen zweiästigen Nerven gar nicht die Rede sein, und auch die Angabe von Langerhans, dass ein Ganglion am R. dorsalis sich befinde, kann sich auf diese Nerven nicht beziehen, an welchen ich nirgends eine Spur eines Ganglions antraf.

Von der Kiemengegend ausgehend, in welcher die genannten Nerven vermöge ihrer Beziehung zu den Wirbelbögen leicht zu identificiren sind, lassen sich ihre Wiederholungen in allen folgenden Segmenten leicht nachweisen. Nur verhalten sie sich in den hinteren Körperregionen anders zu den Wirbelbögen, indem sie dieselben nicht durchbohren (Fig. 11), sondern zwischen je zweien

liegen. Doch lässt sich diese Verschiedenheit mit einer ähnlichen Erscheinung bei anderen Fischen, deren Spinalnerven theils zwischen den Wirbelbögen, theils durch dieselben austreten, nicht vergleichen. Denn ich habe mich bei Selachiern und Teleostiern davon überzeugt, dass ihre Spinalnerven anfangs immer mit den cylindrisch angelegten Wirbelbögen alterniren und erst sekundär von den letzteren umwachsen werden, indem diese in sagittaler Richtung sich ausbreitend den Intervertebralraum ausfüllen; bei Petromyzon sind aber die vorderen durchbohrten Wirbelbögen von den hinteren undurchbohrten in der Form nicht wesentlich verschieden und entstehen sehr wahrscheinlich gleich anfangs im Umfange der bezüglichen Nerven, sodass die Löcher auch nicht als Theile oder Reste von ursprünglichen Intervertebralräumen anzusehen sind.

Die beschriebenen Rückenmarksnerven der Neunaugen unterscheiden sich also von den sonst bekannten Spinalnervenstämmen wesentlich dadurch, dass sie nur eine und zwar untere Wurzel und kein Ganglion besitzen; von geringerer Bedeutung ist das Verhältniss eines Theils derselben zu den Wirbelbögen. Aber diese Unterschiede sind nicht etwa als Ausnahmen von der bei anderen Vertebraten ersichtlichen Regel oder als Ausdruck eines niederen Entwickelungsgrades der Spinalnervenstämme bei den Neunaugen zu betrachten, sondern der Widerspruch erklärt sich in ganz anderer Weise. — Ausser jenen bisher besprochenen Rückenmarksnerven besitzen die Neunaugen noch andere, welche regelmässig zwischen je zwei der ersteren die Rückenmarksröhre verlassen, aber den entsprechenden Interkalarbogen, soweit ich sah, auch in der Kiemengegend nicht durchbohren, sondern dicht an ihm vorbei nach aussen und an der Wirbelsaite hinabziehen (Fig. 13). Diese Nerven sind in der vorderen Rumpfgegend sehr dünn, und daher dort besonders leicht zu übersehen [1]); im Schwanze fand ich sie jedoch von demselben Durchmesser wie die anderen. Von den letzteren sind sie dadurch unterschieden, dass sie ebenso deutlich nur von der oberen Seite des Rückenmarks entspringen wie jene von dessen Unterseite, und dass sie ausserhalb der Rückenmarksröhre ungetheilt bleiben und ein sehr deutliches Gan-

1) J. Müller erwähnt feine Fädchen, welche zwischen den ihm allein bekannten oder den zuerst beschriebenen zweiästigen Nerven aus der Rückenmarksröhre hervortreten und ihm Gefässe zu sein schienen (No. 5 I. S. 89).

glion besitzen (Fig. 12). Ausnahmsweise habe ich die Wurzel dieser Nerven in zwei Stränge gespalten angetroffen, welche horizontal nebeneinander aus dem Rückenmark hervortreten, aber darauf konvergiren und schon beim Durchtritt durch die Rückenmarkshäute, also bevor sie das Ganglion erreicht haben, zusammenfliessen. Die Uebereinstimmung dieser beiden Aeste nach Ursprung und Beziehung zum Ganglion verbietet es, sie als zwei verschiedene Spinalnervenwurzeln im gewöhnlichen Sinne anzusehen; anderseits schliesst die ausnahmslose Zugehörigkeit solcher gespaltener Wurzeln zu je einem Segment die Annahme aus, dass darin Verschmelzungen ursprünglich völlig diskreter Nerven angedeutet seien. Ich kann daher in solchen Befunden nichts weiter erblicken als den gelegentlichen Zerfall einer unter gewöhnlichen Umständen pinsel- oder fächerförmig ausgebreiteten einfachen Nervenwurzel in mehrere diskrete, auswärts alsbald wieder zusammenfliessende Stränge, wie ich solche schon von den motorischen Nervenwurzeln der Selachier erwähnte.

Der Ursprung dieser Nerven aus der Oberseite des Rückenmarks mag auf Querdurchschnitten häufiger gesehen worden sein; und da man alle die Rückenmarksröhre verlassenden Nerven für gleichwerthige Spinalnervenstämme hielt, so lag der Schluss nahe, dass jene oberen Nervenwurzeln noch innerhalb der Röhre sich mit den unteren Wurzeln oder den zweiästigen Nerven verbänden (Owsjannikow, Reissner, Langerhans). Dies ist aber ganz bestimmt nicht der Fall; auch können jene Nerven mit oberem Rückenmarksursprung unmöglich genauer verfolgt worden sein, denn sonst hätten weder ihre Ganglien noch der Mangel solcher an den anderen Nerven sich der Aufmerksamkeit entziehen können. Die Ganglien Owsjannikow's sind jedenfalls etwas anderes als die meinigen; sie liegen innerhalb der Rückenmarksröhre und bestehen aus Zellen von 3—5 μ Durchmesser. Da ich diese Gebilde nicht gesehen, dagegen an denselben Nerven ausserhalb jener Röhre ganz regelmässig und ausnahmslos sehr deutliche Ganglien mit den charakteristischen Zellen von c. 45 μ entdeckt habe, so muss ich annehmen, dass Owsjannikow nicht wirkliche Spinalganglien, sondern nur die gelegentlich in den Nervenverlauf eingestreuten und dann stets kleineren Nervenzellen vor sich hatte, wie sie Langerhans von anderen Stellen (Flossennerven) beschreibt (Nr. 3 S. 100). Langerhans dagegen hat offenbar jene

grosszelligen Ganglien beobachtet, da er sie der Aussenfläche der skeletogenen Schicht (Sehnenhaut) anliegend beschreibt. Weil er aber die ganglienlosen Nerven als solche nicht kannte, so hat er hinsichtlich der Verbindung dieser Ganglien eine Verwechselung nicht vermeiden können. Er gibt nämlich an, dass die Ganglien entweder am R. dorsalis oder an der Abzweigung desselben vom Stamme liegen. Allerdings finde auch ich dicht über dem Durchtritt der GanglienNerven durch die Rückenmarksröhre und an die Sehnenhaut des Dachraums angeheftet häufig eine kleine Anzahl von Ganglienzellen, kann aber einen dazu gehörigen R. dorsalis nicht entdecken, sowie andererseits jene Zellengruppen in der vorderen Rumpfgegend ganz bestimmt fehlen. Die eigentliche Ganglienmasse liegt aber ausnahmslos und nicht etwa mit jenen Zellengruppen abwechseld, sondern ausser denselben, unterhalb der Austrittsstelle unserer Nerven und im ganzen Rumpfe, namentlich vorn, in einigem Abstande von der Sehnenhaut und Wirbelsaite (Fig. 12. 13). Ich kann daher jene oberen Zellengruppen nur als mehr zufällige Absonderungen der eigentlichen Ganglien ansehen, welche wohl durch einige wegen ihrer Feinheit nicht gut nachweisbare Nervenfäden mit dem Hauptnerven verbunden bleiben; die sehr starken und wie Langerhans selbst angiebt, nach aussen vom Seitenverv verlaufenden Rami dorsales gehören aber den ganglienlosen Nerven an und entbehren daher durchweg der Verbindung mit irgend einem Ganglion.

Auch diese eben beschriebenen mit einem Ganglion versehenen und bloss von der Oberseite des Rückenmarks entspringenden Nerven stellen keine selbstständigen Spinalnervenstämme vor. Verfolgt man nämlich ihren weiteren Verlauf, so ergiebt sich, dass sie zur Seite der Chorda je mit dem ventralen Aste des hinter ihnen liegenden ganglienlosen Nerven konvergiren und zuletzt mit ihm sich zu einem einfachen Stamm verbinden, welcher, wie ich kaum noch zu bemerken brauche, der eigentliche Spinalnervenstamm ist. Die zweierlei alternirend aus dem Rückenmark entspringenden Nerven, von denen bisher nur die zweiästigen ganglienlosen bekannt waren und für die ganzen Spinalnervenstämme gehalten wurden, sind je die beiden verschiedenen Wurzeln eines Stammes: die eine entspringt aus der Unterseite des Rückenmarks und besitzt kein Ganglion, die andere dagegen, welche aus der oberen Seite des Rückenmarks hervortritt, weist ein solches auf,

und dies sind ja gerade die wichtigsten Merkmale der motorischen und sensiblen Wurzeln der Spinalnerven. Die Unterschiede dieser Spinalnervenwurzeln der Petromyzonten von denen anderer Vertebraten scheinen mir von untergeordneter Bedeutung zu sein. Erstens entsendet bei jenen nicht der Stamm, sondern die motorische Wurzel den R. dorsalis. Da jedoch bei anderen Fischen die Rückenäste sowohl aus dem Stamm wie aus jeder seiner beiderlei Wurzeln entspringen können (vgl. Nr. 12 S. 116, 118), und ferner nach meinen Untersuchungen der Rückenast der ungeschwänzten Amphibien anfangs im Ganglion wurzelt und sich erst später von demselben bis zum Stamme abspaltet (N. 2 S. 485), so ersieht man daraus, wie eine bestimmte Regel für den Ursprung des R. dorsalis überhaupt nicht existirt; die Neunaugen würden also nur ein weiteres Beispiel von der Unbeständigkeit dieses Ursprungs darbieten. Ebenso wenig kann die Lage der Spinalnervenwurzeln bei diesen Thieren, — hintereinander statt übereinander —, als auffallende Ausnahmen erscheinen; denn ein ähnliches Verhältniss war bei den Selachiern schon längst bekannt.

Aus allen voranstehenden Beobachtungen geht also hervor, dass, wenn ich auch zu den gleichen allgemeinen Resultaten gekommen bin wie meine Vorgänger, dass nämlich die Spinalnerven der Neunaugen in allen wesentlichen Stücken mit denen der übrigen Vertebraten übereinstimmen, dies doch auf Grund sehr abweichender Befunde geschehen ist. Nur J. Müller hat die wirklichen Spinalnervenwurzeln von Petromyzon als solche gesehen, aber nur in ihrem weiteren Verlauf, ohne ihren verschiedenen Ursprung und die Ganglien zu kennen, sodass seine Deutung derselben zweifelhaft und seine Angaben unbeachtet blieben, weil sie nicht verstanden wurden. Seine Nachfolger haben wahrscheinlich in der Voraussetzung, dass die beiden Wurzeln übereinander, so ziemlich in derselben Querebene aus dem Rückenmark entspringen müssten, die einzelnen Wurzeln für die ganzen Stämme gehalten und daher, was sie auch immer von einem oberen und einem unteren Ursprung oder etwa von einem Ganglion sahen, in unrichtige Beziehung zu einander gebracht.

Litteraturverzeichniss.

1. Gegenbauer, Ueber das Skeletgewebe der Cyclostomen, in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft V.

2. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke.

3. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri.

4. Meckel, System der vergleichenden Anatomie.

5. J. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I. Osteologie und Myologie, III. Vergleichende Neurologie der Myxinoiden.

6. W. Müller, Ueber den Bau der Chorda dorsalis, in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft 1871.

7. Rathke, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, III. Bemerkungen über den innern Bau des Querdios (Ammocoetes branchialis) und des kleinen Neunauges (Petromyzon Planeri), in: Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig II. 2.

8. Reissner, Beiträge zur Kenntniss des Rückenmarkes von Petromyzon fluviatilis, in: Müller's Archiv für Anatomie etc. 1860.

9. Schlemm und d'Alton, Ueber das Nervensystem des Petromyzon, ebend. 1838.

10. M. Schultze, die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri.

11. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, I. Die Fische. 1854.

12. Derselbe, Das peripherische Nervensystem der Fische.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX.

(Alle Abbildungen mit Ausnahme von Fig. 10 beziehen sich auf Petromyzon Planeri, diese auf Petromyzon fluviatilis.)

Allgemeine Bezeichnungen.

a Arterie (Aorta).
ch Chorda.
ch' Chordascheide.

d Dura mater.
dr Dachraum.
e Elastisches Gewebe zwischen Dura und Pia mater.
es Epichordaler Seitenraum.
gl Spinalganglion.
hs Hypochordaler Seitenraum.
m Muskeln.
mw Motorische Spinalnervenwurzel.
ng Netzförmiges Bindewebe.
p Pia mater.
pl, pl' Obere und untere mediane Sehnenplatte.
r Rückenmark.
rd Ramus dorsalis der motorischen Spinalnervenwurzel.
rv Ramus ventralis derselben.
s Sehnenhaut.
sn Seitennerv.
sw Sensible Spinalnervenwurzel.
v Vene.
wb Wirbelbogen.

Fig. 1. Querdurchschnitt durch die vordere Schwanzgegend, f Flossenknorpel.

Fig. 2. Querdurchschnitt aus der Mitte des Rumpfes.

Fig. 3. Querdurchschnitt aus der Kiemengegend.

Fig. 4. Aus einem Querdurchschnitt der Chorda, z die peripherische Zellenschicht, x der Gallertkörper.

Fig. 5. Netzförmiges Bindegewebe aus dem Dachraum, st die netzförmig verbundenen Stränge, z Zelle in denselben, l Zwischenräume zwischen ihnen.

Fig. 6. Dasselbe aus einem hypochordalen Seitenraum. Bezeichnungen wie in Fig. 5.

Fig. 7. Stück der Sehnenhaut (s) im horizontalen Durchschnitt, s' einzelne Sehnenfäden, welche durch das Bindegewebe (ng) zur Sehnenhaut ziehen.

Fig. 8. Oberes Ende eines kaudalen Wirbelbogens.

Fig. 9. Basis eines ebensolchen Wirbelbogens, x des Oberhäutchen der Chordascheide.

Fig. 10. Aus dem Durchschnitt eines Wirbelbogens von Petromyzon fluviatilis, k innere Knorpelmasse, k' Knorpelrinde.

Fig. 11. Aus einem Querdurchschnitt des Schwanzes, die motorische Spinalnervenwurzel zeigend.

Fig. 12. Aus einem gleichen Durchschnitt mit der sensiblen Wurzel.

Fig. 13. Aus der linken Hälfte eines horizontalen Durchschnittes der Kiemengegend, in der Höhe des Rückenmarks, wb' Interkalarknorpel.

Ueber den acustischen Apparat im Gehörorgan der Heteropoden.

Von

C. Claus in Wien.

Hierzu Tafel XXI.

Die Untersuchungen, welche ich in einer frühern Arbeit[1]) über den feinern Bau des Gehörorgans von Pterotrachea mittheilte, haben unmittelbar nach Veröffentlichung meines kleinen Aufsatzes von Seiten des Herrn Prof. Joh. Ranke[2]) in München eine Entgegnung erfahren, ohne dass ich bislang dazu gekommen bin, auf dieselbe zu antworten. Es war auch anfangs meine Absicht, die Sache auf sich beruhen zu lassen, beziehungsweise den an der Meeresküste weilenden Collegen, von denen gewiss doch einzelne die zum Studium so vortrefflich geeignete Gehörblase der Heteropoden sich näher ansehen, zu überlassen, die keineswegs unwesentlichen Differenzen, welche zwischen meinen und Ranke's Angaben bestehen, durch die Ergebnisse nochmaliger Untersuchungen auszugleichen. Zudem konnte ich der Entscheidung um so sicherer entgegensehen, als ich eine Anzahl mikroskopischer Präparate aufbewahre, mit deren Hülfe die Richtigkeit meiner Angaben denen Ranke's gegenüber Jedermann demonstrirbar ist.

Unter solchen Verhältnissen begnügte ich mich damit, diese Präparate einzelnen Collegen wie unter anderm Herrn Prof. Stricker und C. Hasse vorzulegen, die sich übereinstimmend von den zahlreichen Hörzellenkreisen an Stelle des vermeintlichen Gehörganglions, sowie von dem Vorhandensein der vier grossen Kerne der Stützzellen im Umkreis der Centralzelle überzeugen konnten. Auch theilte mir seiner Zeit Prof. V. Hensen bei Gelegenheit eines Be-

---

1) C. Claus. Das Gehörorgan der Heteropoden. Archiv für mikrosk. Anatomie Tom. XII. pag. 103—117 Taf. X.

2) Ebendaselbst pag. 565—569.

suches in Wien mit, dass er sich in Neapel das verhältnissmässig leicht zu untersuchende Gehörorgan von Pterotrachea angesehen und meine Angaben denen Ranke's gegenüber vollkommen bestätigt[1]) gefunden habe.

Wenn ich trotzdem gegenwärtig noch einmal auf diesen Gegenstand zurückkomme und — da seither keinerlei neue Beobachtungen über denselben veröffentlicht wurden — es selbst übernehme, die Einwände des geehrten Herrn Collegen Ranke zurückzuweisen, so geschieht dies nicht nur, weil mein Schweigen von mehreren Seiten in dem bekannten Sinne „qui tacet, consentit" gedeutet wurde, sondern weil ich für ein so schönes, ich möchte sagen Musterobjekt mikroskopischer Forschung wie für das Gehörorgan von Carinaria oder Pterotrachea, eine irrthümliche Darstellung seines feinern Baues nicht verbreitet sehen möchte. Zudem fand ich inzwischen während eines Aufenthalts in Messina von neuem Gelegenheit, die Gehörblasen lebender Heteropoden abermals zu untersuchen.

Die Differenzpunkte, um die es sich handelt, betreffen keineswegs nur die Zahl der wahren Hörzellen, und sind auch nicht, wie Ranke hervorhebt, lediglich bedingt durch die verschiedenen zur feinern Untersuchung gewählten Methoden, da ich neben der Anwendung von Ueberosmiumsäure die Hörblasen genau wie Ranke auch im lebensfrischen Zustande untersucht habe, sondern betreffen wesentliche Unterschiede der Beobachtung und Deutung und lassen sich in folgenden Sätzen präcisiren.

1) Ausser der mächtigen Centralzelle existiren nach Ranke[2])

---

1) Prof. Hensen, um die Erlaubniss ersucht, den Inhalt seiner mündlichen Mittheilung benutzen zu können, schreibt mir in einem Briefe vom 28. April 1878: „Da mir genügende Objekte von Pterotrachea coronata zur Hand waren, untersuchte ich dann auch die anatomischen Verhältnisse und fand Ihre Angaben, soweit ich sie prüfte, das heisst in Bezug auf das Verhalten der Zellen und Härchen der Hörpapille und den Verlauf des Nerven in genauer Uebereinstimmung mit meinen Präparaten, die mir in der That nicht mehr und nicht weniger zeigten, als das was Sie beschrieben hatten. Dem entsprechend kann ich die Beschreibung Ranke's, so weit sie von der Ihrigen abweicht, nicht für zutreffend halten."

2) Vergl. J. Ranke, der Gehörvorgang und das Gehörorgan bei Pterotrachea Zeitschr. für wiss. Zoologie. Supplementband zu Tom. XXV 1865 pag. 91.

nur vier (in den Radien der vier Ecken der Mittelzelle gelegene), nach mir eine grosse Zahl concentrisch geordneter Hörzellen.

2) Nach Ranke breitet sich um die vier äussern Hörzellen ein Ringganglion in Form kleinerer, einen mehrfachen Zellring zusammensetzender Ganglienzellen aus, in welche die Acusticusfasern eintreten. Nach meinen Beobachtungen existirt ein solches Ganglion überhaupt nicht; vielmehr entsprechen die von Ranke für Ganglienzellen gehaltenen Gebilde den concentrisch geordneten Hörzellen des verdickten Sinnesepithels, in welche die Acusticusfasern eintreten.

3) Der relativ breite Hof zwischen Centralzelle und äusseren Hörzellen wird nach Ranke von einer in der Mitte für die Centralzelle durchbohrten Mittelplatte, nach mir von vier grossen indifferenten Isolir- oder Stützzellen eingenommen.

Ad 1. Wiederholte Prüfungen frischer wie mit Osmium und Chlorgold behandelter Objekte unter schwacher wie unter starker Vergrösserung (Hartn. Syst. IX) haben die Richtigkeit meiner frühern Darstellung so vollständig bestätigt, dass ich auf dieselbe ohne Weiteres verweisen kann. (Siehe Claus pag. 106.) Zu allem Ueberflusse habe ich ein Flächenbild der macula acustica von Pterotrachea coronata mit Hülfe der Camera lucida zur Darstellung gebracht. (Fig. 2.) Man sieht die grosse Centralzelle, ihren breiten hellen Hof mit den vier grossen durchschimmernden Kernen der Stützzellen und die fein punktirten Kreise, welche die Härchen tragenden Endscheiben der zahlreichen concentrisch geordneten Hörzellen repräsentiren. Dass die Scheibchen nicht aneinander stossen, sondern durch ansehnliche in der Peripherie grösser werdende Intervalle getrennt bleiben, erklärt sich zur Genüge aus der Gestalt der Härchenzellen des Sinnesepithels, die nicht einfach cylindrisch, sondern bauchig aufgetrieben sind und an ihrem etwas verjüngten freien Ende im Umkreis der Härchenscheibe einen nackten Saum bewahren. Stellt man nach geeigneter Behandlung des Präparates etwas tiefer ein, so gewahrt man die an einander grenzenden Conturen der hohen birnförmigen etwas umgebogenen Zellen, über deren Gestalt man sich im optischen Querschnitt genügende Auskunft verschafft. (Fig. 1.) Die Punktkreise sind sehr klein und in weiterm Abstand. So sind es bei den kleinern Pterotracheaarten etwa vier, bei Pterotrachea coronata und Carinaria 5 bis 6 Kreise von Hörzellen, von denen die

der äussern Kreise zwar an Zahl bedeutend vermehrt, an Grösse aber merklich reducirt erscheinen. In dem peripherischen verdünnten Theil der Sinnesplatte folgen endlich die kleinsten Punktkreise minder regelmässig und im weiteren Abstande von einander; die zugehörigen Zellen werden nach dem Rand zu continuirlich fortschreitend flacher und breiter. An Stelle der Härchen finden sich hier Cilien, die nach der Peripherie zu immer länger werden und mit dem Cilienbüschel am Epithel der Blasenwand in gleiche Categorie gehören.

Diese kurzen und zarten Cilienformen, von Ranke im Hinblick auf ihre wahrscheinliche physiologische Funktion als Puffer bezeichnet, sind auch mir früher keineswegs entgangen. Ich habe dieselben sowohl in der Beschreibung als Abbildung von den Härchen der Sinneszellen scharf und bestimmt unterschieden und bin daher erstaunt von Ranke erfahren zu müssen, dass ich die kurzen Cilien von den Hörhaaren oder Hörstäben der Präparationsmethode halber nicht zu unterscheiden vermocht habe, „woraus sich die Mehrzahl unserer Differenzen erkläre". Und doch sage ich ausdrücklich, „in der Peripherie beginnt diese runde bestimmt umschriebene Macula acustica in allmählig aufsteigender Erhebung und enthält hier noch kleinere Wimpern tragende Uebergangszellen zwischen verdickten aber ebenfalls kleinern Zellen des Platten-Epithels". Claus l. c. (Fig. 1 und 2a.) Ein Blick auf die bezeichneten Figuren, welche ich der kleinen Pterotrachea Fridericii „mit vier Kreisen von Hörzellen" entlehnt habe, lässt aber auch nicht den geringsten Zweifel zurück, dass die Meinung Ranke's[1]) grundlos und unzutreffend ist. Vielmehr habe ich zwischen den starren gleichlangen Härchen der Hörzellen und den schwingenden verschiedenen langen Wimpern der Uebergangszellen sehr wohl unterschieden, wie denn auch Ranke in demselben Satze wieder zuge-

1) Denn wenn Ranke zum Beweise, dass mir die kürzeren Cilien entgangen seien, die Stelle von pag. 107 citirt: Der helle Hof „wird wieder umgeben von einer breiten Zone concentrisch gelagerter runder Punkthaufen, die um so kleiner werden, bis schliesslich die langen zeitweilig schwingenden Haarbüschel an ihre Stelle treten", so übersieht er, dass hiermit nur die Cilien ausserhalb der verdickten Epithelialscheibe gemeint sind, während ich an anderen Stellen ausdrücklich den Wimperbüschel in dem peripherischen Theil der verdickten Epithelscheibe hervorgehoben und die zugehörigen Zellen als Uebergangszellen bezeichnet habe.

steht, „dass mir im Allgemeinen ein Längenunterschied der Cilien nicht entgehen konnte". Uebrigens würde selbst dann, wenn mir dieser Unterschied völlig entgangen wäre und ich auch die flachern peripherischen Zellen der Macula acustica (Uebergangszellen) für Hörzellen gehalten hätte, dieser Umstand für die Erklärung unserer Differenzen nicht in die Wagschale fallen, da ich die Zahl der Zellenkreise, welche als äussere Hörzellen in Betracht kommen, für die einzelnen Arten ziemlich bestimmt bezeichnet habe.

Die Frage, um die es sich vielmehr handelt, ist die, wo bleiben Ranke's Hörzellen des äussern Kreises? Wo liegt das Ringganglion desselben Autors? Für erstere vermag ich auch jetzt nur meine frühere Interpretation zu wiederholen, dass sich die Annahme derselben aus einer Confundirung peripherischer Theile der vier Stützzellen mit Härchengruppen benachbarter Hörzellen erklärt. Uebrigens geht die Unsicherheit Ranke's bezüglich dieser Zellen nicht nur aus der Note seiner Abhandlung hervor (pag. 91) „In einigen Präparaten erschien mir der ganze innerste Ring des Ganglions von höhern, etwas fingerförmigen Zellen: Stützzellen? oder kleinern Hörzellen? gebildet, umfasst von einer zarten, durch den Durchbruch der Zellen gefensterten elastischen Ringplatte, welche noch mehrere zarte Verbindungsfasern zur Mittelplatte sendete", sondern ergibt sich auch aus der spätern Entgegnung, in welcher (pag. 567) von einem Ring von Cylinderzellen — im Umkreis der Mittelzelle — die Rede ist, „von denen wenigstens vier mit aller Sicherheit als wahre Hörzellen mit den gleichen Hörstäben wie sie die Mittelzelle trägt nachgewiesen werden konnten".

Ad 2. Nach dem Erörterten bedarf es kaum der nähern Ausführung, dass Ranke's Ringganglion überhaupt nicht als solches existirt, sondern mit den concentrischen Kreisen von Hörzellen zusammenfällt. Fast genügt ein Blick auf Fig. 5 seines Aufsatzes, welche uns ein Flächenbild des acustischen Organs einer Pterotrachea darstellt, um die Identität seiner vermeintlichen Ganglienzellen mit meinen Härchen tragenden Hörzellen darzuthun. Zwar hat Ranke einen Rettungsversuch für sein Ringganglion gemacht, indem er die Behauptung wagt, dasselbe liege zwischen dem ersten und zweiten Parallelkreis meiner haartragenden Zellen und sei von mir unbemerkt geblieben. Die haartragenden Zellen der zweiten und nachfolgenden Parallelkreise seien aber keine Hörzellen,

sondern die von ihm als Puffer bezeichneten Cilienzellen, es scheine aber der Zwischenraum, in welchem das Ringganglion liege, in meinen Figuren 2 und 3 (Taf. X) angedeutet. Ganz abgesehen von der etwas starken Zumuthung, die Herr Prof. Ranke an meine Beobachtungsfähigkeit stellt, ein so mächtig entwickeltes Ganglion überhaupt ganz zu übersehen, liegt aber, was der erste Blick zeigt, der Zwischenraum auf jenen Figuren an der Innenseite des innern Hörzellenkreises und entspricht dem hellen Hof im Umkreis der Mittelzelle, während andererseits weder zwischen dem ersten und zweiten Parallelkreis der haartragenden Zellen ein Zwischenraum vorhanden ist, noch der zweite und nachfolgende Zellenkreis die als Puffer bezeichneten Cilien, vielmehr ebenfalls Hörhaare trägt. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass Ranke's Ringganglion eben durch diese Kreise von Hörzellen repräsentirt wird, an denen jener Autor wie auch an den meisten Zellen des innern Kreises die haartragenden Endscheiben übersehen und sich Fortsätze vorgestellt hat, welche als Nerven in die 4 Hörzellen eintreten sollten.

Wohl finde ich es begreiflich, dass der geehrte Herr College in seiner ersten Arbeit diese in der That namentlich bei Betrachtung von der Aussenseite der Hörblase Ganglienzellen ähnlichen Sinneszellen für Elemente eines Ringganglions gehalten hat, dagegen ist mir unverständlich, wie derselbe bei einer Nachprüfung dieses an sich gar nicht schwierigen Objekts seinen Irrthum nicht einsehen und daher in seiner Entgegnung aufrecht erhalten konnte. Fig. 3 zeigt uns eine Partie dieser ganglienähnlichen Sinneszellen dreier Kreise von der Aussenfläche, und man sieht nicht nur in das hintere zugespitzte Ende jeder Zelle die Nervenfibrillen eintreten, sondern am etwas einwärts gebogenen Vorderende die erst bei tieferer Einstellung scharf und in ihren Einzelnheiten erkennbare Häärchenscheibe.

Wenn Ranke den Ausdruck Hörstäbchen an Stelle der Hörhaare gebraucht, so ist dagegen gewiss nichts einzuwenden, wohl aber gegen die Darstellung, als seien dieselben in Form eines Kranzes oder einer Krone an Centralzelle und Aussenzellen angeordnet. Ueberall haben wir es vielmehr mit einem dichten Büschel von Härchen oder feinen Stäben mit abgestutzten Enden zu thun. Endknöpfchen, wie sie Ranke, dem bekannten Knöpfchenansatz der Riechhaare von Daphnia vergleichbar, an

den Stäbchen gesehen haben will, sind auch neuerdings von mir nicht beobachtet worden[1]). Uebrigens hat Ranke sich über die vermeintlichen Gebilde selbst ziemlich unsicher ausgesprochen, wenn er in seiner Abhandlung p. 90 sagt: „Die Hörstäbe etc. sind oben mit einer Art Knöpfchen versehen, wenn nicht vielleicht eine kreisförmige Endfläche den betreffenden Anschein erklärt". Und ebenso heisst es in seiner Entgegnung p. 568: Es „sind die wahren Gehörstäbe etc. gleichmässig cylindrisch und oben durch eine kreisförmige Endfläche abgestutzt oder mit einem Endknöpfchen versehen." Existirte überhaupt ein solches Endknöpfchen, so müsste es an allen Haaren nachweisbar sein; in Wahrheit aber handelt es sich entweder um eine durch die kreisförmige Endfläche veranlasste Täuschung oder um ein Kunstprodukt.

Schliesslich will ich noch auf die theoretische Unwahrscheinlichkeit eines aus Hunderten von Zellen bestehenden Ringganglions, zu welchem nur 5 Härchenzellen als Endapparate gehörten, hinzuweisen mir erlauben.

Ad 3. Der Unterschied zwischen Ranke's viereckiger gelblicher Mittelplatte, welche als eine zierlich durchbrochene elastische Membran die Aussenzellen umgreife, und von meinen vier elastischen Stützzellen, welche dieselbe wallähnliche Vertiefung im Umkreis der Centralzelle ausfüllen und mit peripherischen Ausstrahlungen an der strukturlosen Wand der Hörblase haften, involvirt keinen so tiefgreifenden Gegensatz, dass derselbe nicht eine Ausgleichung gestatte. Ranke hat eben die vier grossen regelmässig gelagerten Kerne in der Tiefe dieses hellen Walles übersehen, welche mit ihrem feinkörnigen Plasmahofe die Matrixreste von vier zu der cuticularen Stützplatte umgebildeten Zellen repräsentiren (Fig. 2). Insofern besteht kein Hinderniss, die Auffassung einer elastischen aus vier Zellen ausgeschiedenen Stützplatte aufrecht zu erhalten,

1) Ich muss hier nochmals hervorheben, dass ich in meiner früheren Arbeit zwischen den gleichlangen Härchen oder Stäbchen der Hörzellen und der verschieden langen schwingenden Wimpern oder Cilien der peripherischen Zellen hinreichend scharf unterschieden habe. Auch nach Behandlung mit 1 % Ueberosmiumsäure, vor der Ranke mit Unrecht warnt und in welcher er die Ursache meiner vermeintlichen Täuschungen — ich habe ja wie er die Objekte auch im frischen Zustand untersucht — zu erkennen glaubt, bin ich über den Gegensatz der Cilien oder Wimpern einerseits und der Hörhaare andererseits nicht zweifelhaft.

die doch auch im Ranke'schen Sinne als cuticulare, der Lamina reticularis vergleichbare Mittelplatte des Nachweises einer Matrix bedarf, welchen meine Beobachtung gestattet. Wir würden demgemäss am besten die vier cuticular metamorphosirten Stützzellen, sagen wir die elastische Zwischenplatte, geradezu den Cortischen Pfeilern, die hier nicht etwa durch die verdickte Wand der Hörzellen (Ranke) ersetzt werden, an die Seite stellen, ihre peripherische bei der Isolation als Fasern sich darstellende Ausbreitung im Umkreis der äusseren Hörzellenkreise dagegen der Lamina reticularis im Ohre der Säugethiere vergleichen können.

Wien, den 25. April 1878.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Fig. 1. Die Gehörblase von Pterotrachea Friderici. Hartn. Syst. V, mit Hülfe der Camera lucida gezeichnet. Na Hörnerv. c Centralzelle. d Stützplatte. b äussere Hörzellenkreise. a Uebergangszellen mit Cilien besetzt. Ueberosmiumpräparat.

Fig. 2. Flächenansicht der Macula acustica von Pterotrachea coronata von der Innenseite der Blase. Hartn. Syst. IV, Camera lucida. Man sieht die Mittelzelle, die elastische Stützplatte mit den 4 durchschimmernden Kernen und die Härchenscheibe der Hörzellen nebst den peripherischen Cilienscheiben der Uebergangszellen. Osmiumpräparat.

Fig. 3. Ein Stück der Macula acustica von der äusseren Fläche der Gehörblase betrachtet. Hartn. Syst. VII, Camera lucida. Cz Umriss der Centralzelle. HS Härchenscheibe der Hörzellen Hz. Nf Nervenfibrillen, welche in die Hörzellen eintreten. Osmiumpräparat mit Carmin tingirt.

Ueber Tetrapteron (Tetraplatia) volitans.

Von

C. Claus.

Hierzu Tafel XXII.

Unter den pelagischen Thierformen, welche mir bei meinem diesjährigen Aufenthalt an der Meeresküste (Hafen von Messina) im März und April zum ersten Mal zu Gesichte kamen, zog ein wurmförmiger, dem Anschein nach einen Larvenzustand repräsentirender Organismus meine Aufmerksamkeit in hohem Grade auf sich. Es handelte sich um ein kleines, kaum eine Linie langes an seiner gesammten Oberfläche bewimpertes Thierchen, welches man auf den ersten Blick für einen rhabdocoelen Strudelwurm hätte halten können, wenn es nicht zeitweilig aus nischenförmigen Einsenkungen des Körpers vier in entsprechenden Radien eingefügte flügelförmige Anhänge hervorgestreckt hätte, durch deren Schwingungen der Körper in sprungweise fortschnellender Bewegung schwimmend umhergeführt wurde. Die vier Flügelanhänge, die für Form und Bewegung des Thieres in erster Linie bezeichnend waren und mich veranlassten, dasselbe Tetrapteron zu nennen, wurden plötzlich wieder in die Nische zurückgezogen und hierdurch die Fortbewegung aufgehoben. Der langgezogene wurmähnliche, bei näherer Betrachtung aber vierkantige Leib erwies sich dabei überaus contraktil, zog sich unter entsprechender Verbreiterung zu einer kurzen Walze zusammen, an der allerdings der eine und zwar wie sich herausstellte der Mundöffnung entsprechende Pol das Ende der etwas verschmälerten und oft zugespitzten vorderen Hälfte bezeichnete. Ich erinnerte mich übrigens sogleich daran, dass W. Busch in seinen Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Thiere eine Anzahl bislang noch räthselhafter Formen beschrieben habe, unter denen möglicherweise auch das Tetrapteron sein könne und fand in der That nach

meiner Rückkehr dasselbe von Busch[1]) als Tetraplatia volitans ausreichend kenntlich beschrieben und abgebildet. Ich habe den Organismus des merkwürdigen von Busch nur ganz oberflächlich gekannten und unverstanden gebliebenen Thieres näher untersucht und glaube auch die Kenntniss von demselben wesentlich ergänzen und vervollständigen zu können.

Um es gleich vorauszuschicken, Tetrapteron ist ein Coelenterat und zwar eine jener wahrscheinlich noch in grösserer Zahl existirenden Zwischenformen von Polyp und Meduse, welche bei einem einfachern dem Polypen nahestehenden Bau, doch einzelne Charaktere der Medusen vorbereitet, beziehungsweise schon ausgebildet hat. Der einfachen Gestaltung des Gastrovascularraumes nach Polyp, theilt es freischwimmende Bewegung und Form der kuppelförmig erhobenen aboralen Körperhälfte, sodann die Entwicklung von Randanhängen nebst vier Paaren von Randbläschen mit der Meduse. Die Körperform hat schon Busch im Allgemeinen zutreffend dargestellt, indem er sie mit zwei vierseitigen Pyramiden vergleicht, die mit der Grundfläche einander berühren, sodass die Spitzen diametral gegenüberstehen. Doch sind die Flächen derselben leicht gewölbt und auch die beiden gemeinsamen Kanten mehr als Längswülste aufzufassen, die schon in beträchtlicher Entfernung von beiden Körperenden verschwinden. Dazu kommt, dass die aborale mehr medusoide Körperhälfte breiter ist und abgerundet endet, wenn sie, sich auch zu beträchtlicher Länge ausdehnen kann, während der entgegengesetzte nach dem Ende mehr verschmälerte polypoide Theil der Saugröhre einer Siphonophore, oder wenn wir wollen dem Rüssel einer Meduse ähnlich, mit enger aber doch erweiterungsfähiger Mundöffnung endet. Ziemlich in der Mitte des Leibes, da wo beide Hälften ohne scharfe Grenze in einander übergehen, bemerkt man zwischen den vier Kantenwülsten ebensoviel breite nischenförmige Einsenkungen (Fig. 1 und 2). Wie Busch sich ausdrückt, sieht es so aus, als „wenn hier eine Unterbrechung in der Körpersubstanz wäre und sich an dieser Stelle ein offenes Loch befände, besonders da zwischen je zwei der langen Kanten nur ein kurzer dunkler Streifen[2]) steht,

1) W. Busch, Beobachtung über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin 1851. pag. 120—121. Taf. X, Fig. 3 u. 4.

2) Derselbe wird durch eine unregelmässige Reihe grosser Nesselkapseln veranlasst.

welcher nur der oberen Pyramide angehört und ganz abrupt an dieser Stelle aufhört." In den vier Nischen, an denen schon Busch je zwei kleine kugelige, seiner Deutung unzugängliche Körper bemerkte, liegen nun aber höchst merkwürdige flügelförmige Randlappen, von denen jeder an der Unterseite zwei schöne grosse Randbläschen, (die eben genannten hellen Körper von Busch) trägt. Ein reizendes Bild offenbart sich unserm Blicke, wenn sich der schwach gewölbte Boden jeder Nische in Form eines Doppelflügels (Fig. 1 Fl) allmählig entfaltet und in rhythmischen Schlägen den Leib des Thieres in aboraler Richtung fortbewegt. Die von Busch gegebene Darstellung dieser Anhänge ist eine durchaus verfehlte zu nennen, zumal er dieselben paarweise mit zwei der vorspringenden Pyramidenkanten in Verbindung bringt und sich vorstellt, dass die hellen Körperchen nur im Zustand der eingezogenen Flügelplatten dadurch entstehen, dass diese zusammengeklappt werden. Im entfalteten Zustande erscheint jede Flügelplatte der Form nach dem Flügel eines Vogels vergleichbar, oder besser, jede Hälfte ähnelt bei seitlicher Betrachtung der ausgebreiteten Vogelschwinge (Fig. 1). Man kann an derselben einen muskulösen Stiel, einen breitern aboralwärts stark convexen Hauptabschnitt und den dünnen mehrfach gelappten Randtheil unterscheiden. An der concav gewölbten Unterseite breitet sich die Muskulatur aus, welche sowohl die Schwingungen als das Einziehen des Anhangs besorgt (Fig. 2, 8 Mu). Ebenso haftet hier an jeder Seite das grosse dem Randbläschen von Rhopalonema ähnliche Sinnesorgan. Der innere Leibesraum verhält sich ziemlich einfach, etwa wie die Gastralhöhle eines Hydroidpolypen. Während Busch die Mundöffnung am vorderen, d. h. bei der Bewegung nach vorn gerichteten Pole vergebens suchte, jedoch einmal hier eine runde Oeffnung bei gewaltsamem Pressen des Thierchens beobachtete — wie Busch selbst zugesteht eine künstlich erzeugte Ruptur — liegt dieselbe (Fig. 1 und 2 O) am entgegengesetzten, von Busch als das hintere bezeichnete Leibesende, welches er auch von einer Oeffnung durchbrochen fand. Die Gastralhöhle ist besonders in der Rüsselhälfte des Thieres sehr leicht und bestimmt nachweisbar, erstreckt sich aber auch als weiter Raum in den obern kuppelförmig geschlossenen Körpertheil, in welchem an grösseren Exemplaren vier schlauchförmige, dem Anschein nach paarig getheilte Organe durch die Körperwandung durchschimmern.

Wir werden später wahrscheinlich machen, dass es sich in denselben um die in die Entodermbekleidung eingebetteten Geschlechtsanlagen handelt. Auch eine radiäre Gliederung fehlt der Gastralhöhle nicht, die in einzelnen Exemplaren ausserordentlich erweitert und ganz mit einer zarten Fasermasse, — wie sich herausstellte quergestreiften Muskelbändern (von Sagitta?) — angefüllt war. Taschenförmige Nebenräume, wie wir sie bei Lucernaria oder den Charybdeiden finden, fehlen dem aboralen Leibesabschnitt, der vielmehr das Verhalten der Scyphistoma wiederholt, vollständig.

Was den feineren Bau anbetrifft, so bildet eine dem Ectoderm entsprechende Schicht schöner Wimperzellen die äussere Bekleidung. Es sind grosse, polygonale Zellen mit feinkörnigem, oft Fettkugeln haltigem Plasma und rundlich ovalem Kerne (Fig. 4 a), die ein Plattenepithel von mässiger Höhe bilden und wohl den Elementen entsprechen, welche bei andern Coelenteraten in der Tiefe Muskelfasern erzeugen. Trotz der ausgeprägten Contraktilität des Leibes konnte ich mich nicht mit Bestimmtheit von einer regelmässigen Lage von Muskelfasern überzeugen, da die bei tieferer Einstellung sehr deutlich hervortretende Längsstreifung (Fig. 1) auf longitudinale Faltungen der Stützlamelle zurückzuführen sind (Fig. 9 L). Immerhin bemerkt man an isolirten Zellen basale Ausläufer, die wahrscheinlich ohne eine regelmässige Faserschicht zu erzeugen, die Muskelelemente vertreten. Nur an einer Stelle entwickelt sich ein mächtiges Stratum von muskulösen Fibrillen, an der Basis der oberen Flügellappen und zwar vom Epithel der unteren concaven Fläche erzeugt (Fig. 2 und 8 Mu). Es sind überaus feine und dicht gestellte stark lichtbrechende Fibrillen, zu deren Stütze die anliegende Mesodermplatte entsprechend verdickt ist (Fig. 8 Cu). Am Stiel des Flügels verhältnissmässig schmal, breitet sich diese Muskellamelle nach beiden Seiten zu grösserer Flächenausdehnung unter den Flügellappen aus. An dem dünnen Randtheil der letzteren, an welchem die obere und untere Ectodermausbreitung in einander übergehen, werden die Zellen zartere dünnere Plättchen mit unregelmässiger Kernform und riffartiger Begrenzung. An einigen Partieen, besonders der aboralen Körperhälfte, treten zwischen den beschriebenen Elementen grosse Drüsenzellen auf, meist in geringer Zahl gruppenweise gehäuft (Fig. 4. 6). Merkwürdigerweise ist der eigentliche Drüsen-

theil der Zelle von einem peripherischen den Kern enthaltenden Plasmaabschnitt gesondert und von demselben wie umrahmt. An dem erhabensten Punkt der erstern nimmt man unter sehr starken Vergrösserungen einen kleinen scharfumschriebenen Kreis wahr, um welchen sich der körnige Inhalt strahlig anordnet. Ich glaube kaum zu irren, wenn ich die erstere als die kleine Ausmündung der Drüse deute und in dem strahligen Gefüge des Inhalts eine Anordnung der Theilchen wiederholt finde, die so häufig in einzelligen Drüsen vorkommt (Argulus, Insecten etc.). Mittelst verdünnter Essigsäure ist es nicht schwer, die Drüsenzellen zu isoliren und sich von dem peripherischen Plasmarahmen zu überzeugen, der meist noch einen langen schmalen Fortsatz entwickelt (Fig. 5 b). Denselben Fortsatz besitzen auch die im Epithel gehäuften Cnidoblasten, (Fig. 5 c), deren Nesselkugeln in zwiefacher Form und Grösse auftreten. Die grösseren von sphaeroidischer Gestalt mit etwas verlängerter Hauptachse, enthalten einen sehr langen knäulförmig zusammengelegten Faden ohne Nesselstiel und sind vornehmlich reich auf den vier säulenähnlichen Eckwülsten angehäuft. Die kleinern sind ziemlich genau kuglig und liegen zwischen den erstern zerstreut, die Verhältnisse des Nesselfadens wiederholend.

An dem aboralen Endabschnitt und in den vier radialen Streifen, die bereits Busch unterschied, wiegen die kleinen Nesselkapseln bei weitem vor. Ihre zugehörigen Cnidoblasten erzeugen im Gegensatze zu dem breiten und kurzen Cnidocil der grossen Nesselzellen ein dünnes und langes Cil, das freilich noch nicht die Länge der Wimperhaare erreicht. Im Allgemeinen kann man sagen, sind die runden Nesselkapseln an der Körperoberfläche in der Weise vertheilt, dass sie eine apicale und orale Scheibe und acht Längsstreifen bilden, von denen die der vier Kantenwülste viel breiter und mächtiger sind.

Es würden noch die Randbläschen (Fig. 3) als dem Ectoderm zugehörige Gebilde zu besprechen sein, die freilich durch ihre ungünstige, an der Unterseite der Randlappen versteckte Lage der Untersuchung minder zugängig sind. Soweit ich dieselben in's Detail verfolgen konnte, lassen sie sich am besten den mir näher bekannten, viel leichter zu untersuchenden Randkörpern einer Trachynemide, des Rhopalonema velatum, vergleichen. In die aus einer zarten Epithelduplicatur gebildeten Blasenwandung ragt an der Insertionsstelle am Randlappen ein kolbiger zelliger Zapfen

(Fig. 3 z) empor, dessen auswärts gewendeter Terminalabschnitt von einem grossen 6seitigen Otolithen (O) erfüllt wird. Auch eine Oeffnung des Bläschens, wie sie für das Sinnesorgan der noch unausgewachsenen Rhopalonema charakteristisch ist, schien an jüngeren Formen vorhanden zu sein. Dagegen ist es mir nicht geglückt, Nervenfibrillen und Ganglienzellen, die wahrscheinlich in der Nähe der Randkörper am Lappenschirme ihren Sitz haben, nachzuweisen.

Die zwischen Ectoderm und Entoderm ausgeschiedene Cuticularschicht zeigt den Charakter einer zähen festen Stützlamelle, etwa von der Dicke des Ectoderms. Zellen fehlen in derselben vollständig, auch habe ich keine fibrillären Elemente gefunden, weder senkrecht durchtretende elastische Fasern, wie sie die Gallerte so zahlreicher Medusen charakterisiren, noch longitudinal verlaufende Fibrillen, welche in einer festen Stützplatte, z. B. bei Siphonophoren auftreten können. Wohl markirt sich an der Aussenfläche der Skeletplatte wie an einer besondern stärker glänzenden Lamelle eine überaus regelmässige relativ breite Längsstreifung, die man wohl beim ersten Blick geneigt ist, als aufliegende Längsmuskelfasern zu deuten, bei näherer Untersuchung überzeugt man sich aber bald und zwar mit absoluter Sicherheit an Querschnitten, dass es sich um regelmässige Falten und Erhebungen der Cuticularsubstanz handelt, welche den Radialblättern an Polyp und Taster der Siphonophoren verglichen werden können (Fig. 8 und 9 L). An der Basis der flügelförmigen Randlappen wird die Stützplatte besonders stark und glänzend (Fig. 8 Cu), hier liegt derselben der beschriebene Muskel jener Anhänge an. Auf Querschnitten durch die Nischenregion des Körpers beobachtet man ferner, dass sich hier die Stützlamelle der vier Randwülste vollständig abschnürt, sodass die letzteren Säulen oder Pfeilern (Fig. 8 Pf) vergleichbar die Nischenräume umstellen.

Ueber die Configuration des Gastralraumes und der in dem Entoderm eingebetteten Geschlechtsorgane gewinnt man auch erst auf Querschnitten hinreichende Aufklärung, während die Untersuchung lebensfrischer Objekte an geeignet behandelten Zerzupf- und Macerationspräparaten über die Gewebsbildungen Aufschluss gibt. Betrachtet man das lebende Thier unter mässig starker Vergrösserung (Fig. 2), so sieht man unterhalb der Skeletplatte ein grossblasiges Gewebe, beziehungsweise ein Maschenwerk zarter

Plasmafäden mit zwischengelagerten dunklern Körnchenhaufen. Letztere sind vornehmlich reich in der ovalen Körperhälfte vertreten und ganz besonders in der Mundpartie so dicht gehäuft, dass hier die grossblasigen Netze völlig verschwinden. Es handelt sich um Zellen, deren Plasma aus ziemlich grossen, bei Carminbehandlung sich intensiv färbenden Körnern erfüllt ist (Fig. 5 β). Aehnliche Zellen sind mir aus dem Entoderm, sowohl der Siphonophoren als der Acalephen bekannt und ich glaube kaum zu irren, wenn ich dieselben als das nach Resorption der verdauten Nahrungsstoffe mit Eiweisskörpern gefüllte Epithel betrachte. Viel höher und umfangreicher sind die mit heller Flüssigkeit gefüllten Blasenzellen (Fig. 5 α), von deren meist wandständig gelagerten Kernen ein Plasmanetz ausgeht, dessen Maschen höchst zierliche polygonale Vacuolen enthalten.

Auch diese Form von Zellen treffen wir im Entoderm der Siphonophoren und Polypen, und in der Modifikation einfacher Vacuolenzellen mit reichlichem Zellsaft bei den Scyphistomen wieder. Im oralen und apicalen Endabschnitt bleibt das Entoderm einschichtig, während dasselbe in dem bei weitem grössern Mitteltheil des Leibes eine grössere Ausdehnung gewinnt und die Genitalstränge vollständig in sich aufnimmt. Leider habe ich versäumt am lebenden Thiere darauf zu achten, ob die Begrenzung der Leibeshöhle Cilien oder Geisseln trägt, die wahrscheinlich auch hier nicht fehlen. Besonders bemerkenswerth aber sind vier gastrale Nebenräume, welche die Axe der aus den Eckwülsten hervorgehenden Pfeiler erfüllen und der Lage nach Radiärcanälen, wenn auch nicht morphologisch mit Rücksicht auf die Entstehung verglichen werden können. Cnidoblasten habe ich im Innern des Entoderm's durchaus vermisst. Für die Funktion der grossen von Plasmanetzen durchzogenen Saftzellen scheint mir die Thatsache bemerkenswerth, dass in zahlreichen Vacuolen Häufchen krystallinischer Stäbchen abgelagert sind (Fig. 5 γ). Ganz ähnliche Bildungen habe ich bereits im Entoderm der Acalephen, vornehmlich im Epithel der Genitaldrüsen erwähnt und als Ausscheidungen von Endprodukten des Stoffwechsels den Harnsekretionen an die Seite gestellt [1]).

1) Siehe C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria p. 30. Denkschriften der k. Academie der Wissenschaften. Wien 1877.



Unser besonderes Interesse nehmen endlich die im Entoderm eingelagerten Zellstränge in Ausspruch, welche ich als Genitalanlagen (G) gedeutet habe. Dieselben sind von einer äussern cuticularen Scheide bekleidet und in dichter Lagerung mit kugeligen Gebilden erfüllt. Die letzteren erweisen sich als Zellen mit überaus spärlichem Plasma und grossem nucleolushaltigen Kern. Nach Form und Beschaffenheit erinnern diese Zellen sehr bestimmt an den Inhalt jugendlicher Ovarien und Hoden und dürften um so bestimmter als Anlage des Keimepithels angesprochen werden, als jeder Versuch einer andern Deutung resultatlos bleibt. Dazu kommt die Lage in den vier Radien der Randwülste, welche uns eine vollkommene den vierstrahligen Coelenteraten, Scyphistomen, Lucernarien und Charybdeen entsprechende Orientirung gestattet. In der mittlern Körpergegend, in der Höhe der Nischen, erscheinen die schmaleren Stränge stark verjüngt und so vollständig in die Peripherie gerückt, dass man am Querschnitt die Einschaltung derselben in das verdickte Ectoderm wahrzunehmen glaubt. In ihrem weiteren Verlaufe rücken sie in das Entoderm hinein und werden bedeutend stärker, schnüren sich zugleich in der Mitte ein (Fig. 9 G), um im obern Abschnitt wenigstens eine vollkommen paarige Theilung zu erfahren. Auf Querschnitten trifft man dann vier Paare von runden mit Keimzellen erfüllten Scheiben an, die paarweise zu den Radien der Eckwülste orientirt sind, also mit den Nischen oder Randkörpern alterniren. An kleineren Exemplaren freilich erscheinen sie noch in ganzer Länge einfach, um möglicherweise später im geschlechtsreifen Zustande in ganzer Länge getheilt und vollständig in das Entoderm aufgenommen zu sein. Die Lagenbeziehung ihres mittleren Abschnittes zum Ectoderm gibt uns aber erwünschten Aufschluss über die Genese dieser Stränge im Ectoderm, als dessen Erzeugniss sie zu betrachten sind, während die Lage im Entoderm erst eine secundäre ist. Dass ähnliche Lagenveränderungen auch bei anderen Coelenteraten vorkommen, glaube ich beispielsweise an den Längsmuskeln[1]) (Charybdeatentakeln, Actinien) zeigen zu können, welche anfangs getrennten Radiallamellen des Mesoderms aufliegen, später mit zunehmender Ausscheidung von Skeletsubstanz in geschlossenen Höh-

---

1) C. Claus, Ueber Charybdea marsupialis. Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien. 2. Heft. 1878.

lungen, die in zwei oder mehreren Kreisen concentrisch angeordnet sind, eingebettet liegen. Das Ectodermepithel besorgt hier Muskelbildung und Skeletsekretion zugleich.

Wenn wir nun auf Grund der in Bau und Organisation gegebenen Anhaltspunkte versuchen, die Stellung des Tetrapteron im Coelenteratenkreise zu bestimmen, so werden wir zunächst die Frage zu erörtern haben, ob dasselbe eine Larve oder eine selbstständige Form repräsentire. Wohl würde uns Form und Bewegung im Zusammenhange mit der Einfachheit des inneren Baues von vornherein bestimmen können, zu Gunsten der ersteren Auffassung einzutreten, wenn nicht erstens die Schwierigkeit bestände, irgend eine Meduse oder einen Polyp namhaft zu machen, zu welchem die Zugehörigkeit des Tetrapteron als Larve denkbar wäre, und zweitens wenn nicht Organe den Körper auszeichneten, welche, wie die Randlappen mit ihren Sinnesorganen und die Genitalanlagen, sehr entschieden gegen die Natur einer Larve sprechen. In der Polypen- oder Anthozoengruppe könnte man an die Actinien denken, zu denen unsere Form als Larve gehöre, zumal bereits freischwimmende Actinienlarven [1]) von kuglig walziger Körperform mit 8 oberflächlichen Nesselstreifen in den Radien bekannt sind. Indessen fehlen solchen Larven weder Magenrohr noch Anlagen von Scheidewänden und Mesenterialfilamenten, noch zeigen dieselben irgend eine Spur von Geschlechtsanlagen, noch weniger die hoch entwickelten Sinnesorgane. Unter den Schirmquallen könnte man vielleicht, zumal bei der gleichen Orientirung der Körperaxen an die Charybdeiden denken, deren Randkörper-Nischen den Räumen für die Flügellappen mit ihren Sinnesbläschen entsprechen würden, während die vier mit denselben alternirenden hohlen Schirmlappen der Lage nach auf die vier hohen Pfeiler hinweisen, die den Eckwülsten angehören. Indessen wie würde man sich die Ausbildung der hohen Schirmhöhle und der vier breiten Gefässtaschen in der oberen Körperhälfte vorzustellen haben, welche zudem mit einem Verlust der Flügellappen sammt Sinnesbläschen sowie mit einer Neubildung der gestielten Randkörper verbunden sein müsste? In der That entfernt sich die Besonderheit der Architectonik bei Charybdeiden von der des Tetrapteron so

1) Vergl. C. Claus, Bemerkungen über Ctenophoren und Medusen. Zeitschr. für wiss. Zool. Tom. XIV. 1864. Taf. XXXVII, Fig. 7.



bedeutend, dass an eine Zusammengehörigkeit beider nicht zu denken ist.

Ist demnach die Wahrscheinlichkeit eine sehr grosse, dass Tetrapteron eine selbständige Form repräsentirt, so bleibt die keineswegs so leicht zu beantwortende Frage über ihre systematische Stellung zu erledigen. So wenig man im Zweifel sein wird, dasselbe zu den Hydroidmedusen zu stellen, so unzureichend erscheint die bisherige Gliederung der letztern gegenüber unserer Mittelform. Die moderne Richtung der Stammbaumzoologie, welche so gern jeden neuen Fund zur Construktion neuer Stammtafeln benutzt, wird sich vielleicht des Thierchens bemächtigen, um dasselbe sogleich als Nachkomme der uralten „Gastraea" für eine der Stammform des Hydromedusenkreises nahe stehende Urform auszugeben. Wenn ich auch gern die Wahrscheinlichkeit zugestehe, dass sich in demselben ursprüngliche Verhältnisse vollkommener erhalten haben als bei Hydroidmedusen und Acalephen, deren Beziehungen zur Polypenform von mir an einem andern Orte erörtert wurden[1]), so wäre es doch vorläufig mit Bezug auf das vorliegende Material wenigstens vor Kenntniss der mit reifen Geschlechtsproducten versehenen Thiere verfrüht, über solche Fragen eingehende Speculationen anzustellen, zumal gewiss noch die Entdeckung manch' anderer Mittelform in Aussicht steht.

Wien, Ende April 1877.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Fig. 1. Tetrapteron volitans im ausgestreckten Zustand mit entfalteten Flügelanhängen in der Lage dargestellt, dass die vier Kantenwülste mit ihren Nesselstreifen in die Median- und Lateralebene fallen. Man sieht die durchschimmernde Stützlamelle mit ihren longitudinalen Erhebungen (circa 120fach vergrössert).

Fig. 2. Dieselbe Larve im etwas eingezogenen Zustand mit umgeklappten und in die Nischen zurückgezogenen Flügelanhängen in der Lage

1) C. Claus, Ueber Halistemma tergestinum etc. Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien etc. Heft I. pag. 32. 1878.

dargestellt, dass die vier Nischen mit den zugehörigen schwächeren Nesselstreifen in die Median- und Lateralebene fallen. G Geschlechtsanlagen oder Genitalstränge. Mu Muskulatur des Flügelanhanges. O Mundöffnung.

Fig. 3. Gehörbläschen. Bw Bläschenwand. z Zapfen. o Otolith. Circa 350fach vergrössert.

Fig. 4. Ectodermepithel. a polygonale Plattenzellen. b Drüsenzellen. c Cnidoblasten.

Fig. 5. Isolirte Elemente desselben.

Fig. 6. Entodermzellen. α grossblasige Vacuolenzellen. β Körnchenzellen. γ krystallinische Stäbchen in einzelnen Vacuolen.

Fig. 7. Endstück eines Genitalschlauches. Gz Zelle des Keimlagers mit dünnem, meist einseitig verstärktem Plasmahof im Umkreis des grossen Kernes; circa 450fach vergrössert.

Fig. 8. Etwas schräg geführter Querschnitt durch den Mittelkörper. An der nach vorn gewendeten Seite sieht man die beiden Randkörper des eingezogenen Flügels getroffen, gegenüber den Stiel desselben. G die Genitalstränge, noch ganz im Ektoderm eingeschlossen. Cu cuticulare Stützmembran des Flügels. Mu Muskulatur desselben. Ekt obere, Ekt′ untere Ektodermlage desselben. Pf Pfeiler des Eckwulstes. Ent Entoderm. Cc Centralcanal des Pfeilers. Ot Otolithensack. Hartn. Syst. V. Ocul. III. ausgez. Tubus.

Fig. 9. Querschnitt am unteren Drittel der aboralen Körperhälfte. Ekt Ektoderm mit den beiderlei Nesselkapseln der Eckwülste Ew. L Längsrippen der oberen Cuticularplatte der Stützlamelle. G Genitalstränge in zwei Hälften angeschnürt. β Körnchenzellen des Entoderms. Das Lumen des Gastralraumes durch die vier Wülste kreuzförmig.

Die Architectur unvollkommen getheilter Zahnwurzeln.

Von

Prof. Dr. **Chr. Aeby**
in Bern.

Hierzu Tafel XXIII.

Unvollkommen getheilte Zahnwurzeln gehören im menschlichen Gebisse zu den allergewöhnlichsten Vorkommnissen. Von den Mahl- und Backzähnen sind sie jedermann bekannt. Wer näher zusieht, findet sie auch in den Eck- und Schneidezähnen, namentlich der unteren Reihe, keineswegs selten. Der Grad der Spaltung ist ein sehr verschiedener. Immer geht ihr eine zur Spaltebene senkrechte Abflachung zur Seite. Gewöhnlich tritt noch ein- oder beidseitig eine rinnenförmige Einsenkung hinzu und der Zahn erscheint im Querschnitt gestreckt oval mit nahezu geraden Seitenrändern, hufeisen- und bisquitförmig. Im Anschluss hieran bietet die Pulpahöhle alle möglichen Uebergänge von der einfachen, in der Mitte nur wenig verschmälerten Spalte bis zum völlig getheilten Raum.

Die unvollkommene Theilung der Zähne umfasst, wie mannigfaltige Uebergangsformen sie auch im einzelnen erzeugen mag, drei hauptsächliche Entwickelungsstufen. Die niedrigste betrifft nur die Pulpahöhle; diese zerfällt in mehrere von einheitlicher Dentinemasse umschlossene Unterabtheilungen oder Kanäle. Eine höhere Stufe zerlegt auch die Dentine in eine derjenigen der Hohlräume entsprechende Anzahl von selbständigen, nur äusserlich von einem gemeinsamen Cementmantel einheitlich zusammengehaltenen Inseln. Endlich reisst auch dieser entzwei. Jeder Dentinekern erhält seine besondere Cementrinde. Die Spaltung ist eine vollständige geworden und ihre Producte verhalten sich ge-

nau wie von Hause aus einfache Wurzeln. Sehr häufig vereinigt ein und derselbe Zahn alle Uebergänge von der durchaus einfachen zur vollkommen getheilten Form. Die Steigerung erfolgt dabei regelmässig vom Grunde der Wurzel nach der Spitze hin, immerhin in der Weise, dass der Abschluss des Theilungsprocesses auf jeder beliebigen Stufe stattfinden kann. Dabei wird die einmal eingetretene Theilung der Dentine nie mehr rückgängig; sie erhält sich ausnahmslos auf der erreichten Höhe. Dagegen kann allerdings der Zerfall der Cementschicht, wenngleich nur ausnahmsweise, wieder aufgehoben werden. Gänzlich getrennte Zahnwurzeln biegen bisweilen mit ihren Spitzen unter Verschmelzung ihrer Cementrinden von neuem zusammen. Eine ganz ungewöhnliche und allem Anschein nach bis jetzt überhaupt noch nicht beobachtete Form der Theilung trat mir einmal bei einem ersten oberen Backzahn des Menschen entgegen (Fig. 1). Die Wurzel war äusserlich nur mässig abgeflacht. Sie enthielt indess zwei gesonderte Kanäle und zwischen diesen eine centrale, von einem nahe der Spitze nach aussen offenen Längskanale durchzogene Cementsäule. Diese reichte bis über die Mitte des Zahnkörpers und erinnert an Verhältnisse, wie sie, allerdings in viel ausgedehnterem Maassstabe, bei manchen Thierzähnen getroffen werden. Ich bemerke ausdrücklich, dass der Zahn im übrigen durchaus regelrecht gebildet war. Der Fall beansprucht somit ein ganz ähnliches morphologisches Interesse, wie das von Baume[1]) gemeldete Auftreten eigentlicher Cementinseln an der Oberfläche menschlicher Zahnkronen.

In diesen allgemeinen Umrissen enthält, den zuletzt geschilderten Fall abgerechnet, die Architectur unvollkommen getheilter Zähne nichts, was nicht allgemein bekannt wäre. Anders gestaltet sich indessen die Sachlage, sobald wir die feineren Structurverhältnisse in's Auge fassen. Das Cement freilich ist bei dem Mangel eines besonderen Gefüges seiner Grundsubstanz und bei der unregelmässigen Anordnung seiner Zellen überall ein und dasselbe und nur das mag hervorgehoben werden, dass es hinsichtlich seiner Massenentwickelung in einem gewissen antagonistischen Ver-

---

1) R. Baume, Bemerkungen über die Entwickelung und den Bau des Säugethierzahnes. Diss. von Rostock. Leipzig, 1875. S. 11.

hältnisse zur Dentine zu stehen scheint. Es nimmt an Dicke zu, wo diese abnimmt und legt sich daher besonders reichlich und mit Zellen üppig ausgestattet in deren oberflächliche Längsfurchen. Diese werden dadurch beträchtlich verflacht und in den äusseren Umrissen des Zahnkörpers mehr oder weniger verwischt.

Anders steht es mit der Dentine. Die radiäre Anordnung ihrer Kanälchen ist eine so strenge und so specifische, dass sie durch die Spaltung der Pulpahöhle schlechterdings beeinflusst werden muss. Aber in welchem Sinne? Ich habe in der Literatur vergeblich nach einer befriedigenden Antwort gesucht. Meines Wissens ist Owen[1]) der einzige Schriftsteller, welcher überhaupt auf diese Frage, wenngleich nur oberflächlich, eingeht. Bei innerlich getheilten, äusserlich einfachen Wurzeln von Menschenzähnen lässt er die Dentinekanälchen von einem jeden der vorhandenen Pulparäume radiär ausstrahlen; er kümmert sich jedoch im weitern weder in Wort noch in Bild um deren endgültiges Schicksal. Ueber das bezügliche Verhalten von Thierzähnen spricht er sich nirgends aus und die gelieferten Abbildungen beweisen zur Genüge, dass ihm für die Architectur der Dentine die bewusste Zergliederung des Gesehenen durchaus fern lag. Dasselbe gilt von dem nach Magitot wiedergegebenen Querschnitte einer Mahlzahnwurzel mit doppeltem Kanale in dem Lehrbuche von Beaunis und Bouchard[2]). Damit ist in der Literatur alles erschöpft, was unsern Gegenstand streift. Selbst der neueste Special-Schriftsteller auf dem Gebiete der Zahn-Anatomie, Charles S. Tomes[3]), ist nicht minder schweigsam wie seine Vorgänger. Ich darf daher wohl annehmen, dass die fraglichen Verhältnisse, wenn auch nicht gänzlich übersehen, doch jedenfalls ihrem vollen Werthe nach bisher nicht gewürdigt worden sind. Sie besitzen aber gerechten Anspruch auf eine derartige Würdigung, weniger der auffälligen Zierlichkeit der von ihnen gelieferten Bilder wegen, als vielmehr in Verdankung des Lichtes, das sie auf gewisse dunkle, zur Zeit noch kaum berührte Seiten in der Entwickelungs-

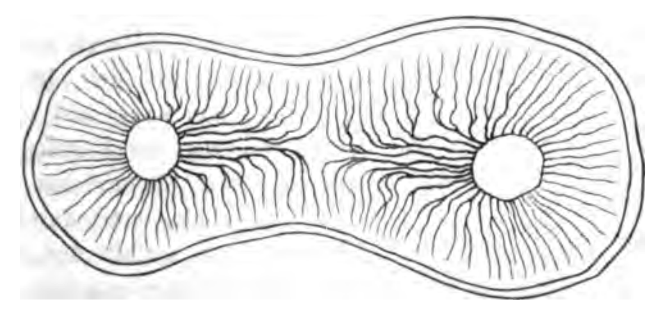
1) R. Owen, Odontography. London, 1840—1845. S. 459 u. Taf. 122. 4a.

2) H. Beaunis et A. Bouchard, Nouveaux éléments d'anatomie descriptive. 2e éd. Paris, 1873. p. 778. Fig. 244.

3) Charles S. Tomes, A manual of dental Anatomy human and comparative. London, 1876.



geschichte des Zahnes zu werfen im Stande sind. Wie die vollkommene, so kann auch die unvollkommene Theilung der menschlichen Zahnwurzel ein- oder mehrfach sein. Wir halten uns zur Klarlegung des leitenden Principes an die erstere. Reine Querschliffe[1]) liefern das passendste Material; mit Schliffen in anderer Richtung ist für unsere Zwecke nicht viel anzufangen. An jenen unterscheiden wir die schmalen, stets gewölbten Polseiten von den gestreckten, in der Mitte meist eingebogenen Langseiten (Fig. 2 — 4).



Schematische Darstellung des Verlaufs der Dentinekanälchen in der unvollkommen getheilten Zahnwurzel.

Ein derartiger Querschliff wirkt ebenso überraschend durch die Eigenthümlichkeit, wie durch die Zierlichkeit seiner Architektur. Deren Gerippe bildet den Inhalt der vorstehenden Figur.

---

1) Gegenüber dem vor Kurzem von F. Busch (Zur Technik der mikroskopischen Knochenuntersuchung, dieses Archiv, Bd. 14. S. 490) gemachten Vorschlage, dünne Knochenplatten auf Holz zu leimen und nach dem festen Antrocknen dünn zu feilen, empfehle ich das Schleifen aller Hartgebilde von nicht allzu spröder Beschaffenheit, wie namentlich Knochen- und Zahngewebe, aus freier Hand auf drehbarem Steine. Wird die haltende Fingerspitze durch einen dünnen Kautschuküberzug (ich benutze als solchen sogenannte „Sauger") gedeckt, so schützt sie derselbe nicht allein vor jeder Beschädigung, sondern lässt ihr auch hinreichende Fühlung mit dem Präparate, um dasselbe sicher zu handhaben. Bei bescheidenen Dimensionen bis auf etwa 1 cm Durchmesser und nicht zu widerspenstigem Material genügen zur Fertigstellung eines solchen wenige Minuten. Aber auch Durchmesser von mehreren Centimetern lassen sich bei bald erworbener Uebung in verhältnissmässig kurzer Zeit bewältigen. Ein grosser Vortheil liegt zudem darin, dass die mikroskopische Prüfung des Präparates jeden Augenblick vorgenommen und die weitere Bearbeitung, sofern eine solche nöthig erscheint, ohne Zeitverlust wieder aufgenommen werden kann.

Die Dentinekanälchen sondern sich allerdings, wie Owen angegeben, in zwei Strahlenkörper mit je einem Pulpakanale als Mittelpunkt, aber das Wesentliche ihrer Anordnung ist damit noch keineswegs erschöpft. Dieses besteht darin, dass die Kanälchen nur an den Polseiten im ganzen geradlinig verlaufen und somit von Anfang bis zu Ende dieselbe radiäre Richtung beibehalten, dass sie dagegen letztere an den Langseiten verändern. Solches geschieht ziemlich plötzlich in der Art, dass alle gegen einander convergirenden Kanälchen der beiden Systeme senkrecht zur Oberfläche des Zahnes nach aussen umbiegen und dadurch unter einander parallel werden. Die Ablenkung vollzieht sich plötzlich in scharfem Bogen oder selbst in winkliger Knickung und wird um so stärker, je mehr sich die Verlaufsrichtung der Kanälchen der Längsachse des Querschnittes nähert. Ihre sämmtlichen Punkte fallen in eine der Langseite ziemlich parallele, meist durch einen hellen Streif ausgezeichnete Linie. Dadurch zerfällt der Zahn in eine äussere einheitliche Rindenschicht mit gleichmässig radiärer Anordnung der Kanälchen ohne jegliche Andeutung irgend welcher besonderen Gruppirung, und einen inneren Kern von der Gestalt eines Doppelkegels mit zweifacher, in den Endanschwellungen gelegener Pulpahöhle und doppeltem Kranz von Dentinekanälchen. Die beiden getrennten Gebiete des Kernes verschmelzen nach aussen einheitlich zur Randzone, ja an den Polseiten gehen sie wegen der durchaus übereinstimmenden Anordnung der Kanälchen meistens ohne deutliche Grenze unmittelbar in dieselbe über. Höchstens erinnert eine flache Wellenbiegung der Dentinekanälchen an eine solche. Die Masse des Zahnbeines bleibt hier trotzdem durchaus gleichartig. An den Langseiten dagegen setzen sich Kern und Rinde deutlich von einander ab. Die Kanälchen verlassen an der Grenze beider nicht allein auffällig rasch ihre bisherige Richtung, sondern sie gerathen dabei auch ziemlich häufig in Unordnung. Gleichsam unschlüssig winden sie sich eine Zeit lang hin und her, bis sie die typische Endrichtung festhalten. Dem ganzen Kern fehlt überhaupt das sichere und stramme Wesen der Rinde. Die Kanälchen liegen lockerer, ich möchte sagen, liederlicher neben einander, bald in weiten Abständen, bald wieder büschelförmig eng zusammengedrängt. Ihre Anordnung in den beiden Bezirken lässt sich mit nichts besser vergleichen als mit einem Strange, dessen Fäden in der einen Hälfte wohl geordnet dicht neben einander

verlaufen, in der anderen lose zusammengeworfen und in lockerem wellenförmigem Gewirre auftreten. Zur scharfen Scheidung zwischen Rinden- und Kernzone trägt ausserdem noch ein anderer Umstand wesentlich bei. Die Kanälchen der ersteren vereinigen sich nach innen büschelförmig zu gröberen Stämmchen, die in der angegebenen Weise die Kernzone durchziehen. An den Polenden kommt, wie ich nach Dutzenden von Präparaten bezeugen kann, eine solche Vereinigung für gewöhnlich nicht vor. Die Kanälchen behalten ihr feineres Gepräge bis zur Pulpahöhle. Die Dentine ist somit hier auch nach dieser Richtung hin gleichartiger als an den Langseiten. Der Kern ist immer weniger mächtig als die Rinde. Eine der Oberfläche parallele Streifung seiner Grundsubstanz ist oft ausserordentlich deutlich. Das Centrum birgt nicht selten einen kleinen unregelmässig begrenzten Rest der Pulpa. Die Dentinekanälchen kümmern sich jedoch nicht um ihn, sondern laufen einfach daran vorbei. Er sklerosirt sehr häufig zu einer homogenen oder unregelmässig körnigen Masse mit oder ohne Dentinekanälchen. Ob durch ihn hindurch Kanälchen des einen Strahlensystems mit solchen des anderen unmittelbar zusammenhängen können, will ich zwar nicht gänzlich in Abrede stellen, nach dem was ich gesehen ist jedoch ein solcher Uebergang jedenfalls nicht die Regel. Die Zeichnung, wie sie dem geschilderten Verhalten der Dentinekanälchen entspricht, ist in sehr vielen Fällen eine wunderbar regelmässige. In anderen Fällen freilich erleidet sie individuelle Störungen, ohne jedoch dem Grundgesetze ihrer Entwickelung je untreu zu werden. Ich erwähne als solche die ungleiche Vertheilung der Kanälchen auf die beiden Strahlensysteme; das eine greift bisweilen in ein Gebiet über, das strenggenommen dem Nachbarn angehörte. Ein näheres Eintreten auf diese Verhältnisse bietet keinerlei Interesse. — Das Gesagte gilt in erster Linie für Zähne des bleibenden Gebisses. Beim Milchgebisse sind unvollkommene Theilungen weitaus seltener. Wo sie indessen vorkommen, geschieht es unter getreuer Wahrung desselben Gepräges. Weitergehende Theilung ändert nur das individuelle Bild, nicht aber den wesentlichen Charakter der Zahnsubstanz. Wie viele Pulpahöhlen auch auftreten mögen, eine jede derselben erhält ihren besonderen Kranz von Dentinekanälchen, aber ausnahmslos vereinigen sich auch die gesonderten Kernsysteme durch Umbiegen ihrer Elemente zur einheitlichen Rindenzone. Die verwirrtesten

Zeichnungen enträthseln sich leicht nach diesem Gesetze. Es ist daher auch ohne Interesse, ihren individuellen Formen nachzugehen. Ihre Mannigfaltigkeit ergiebt sich von selbst aus den so ungemein verschiedenen und oft so phantastischen Formen der Backzahnwurzeln.

In mannigfachster Weise unvollkommen getheilte Zähne kommen auch in der Thierwelt keineswegs selten vor. Es ist nicht unwichtig zu wissen, dass dabei genau dieselben Verhältnisse wie für den Menschen gelten. Schon die von Owen (a. a. O. Atlas, Pl. 107 und 108) für Nagethiere gegebenen Abbildungen liessen mich kaum an einer derartigen Uebereinstimmung zweifeln. Nichtsdestoweniger habe ich mich von einer solchen an einer grossen Anzahl von Zähnen (verschiedene Nagethiere, Raubthiere und Wiederkäuer, Schwein, Tapir, Esel, Pferd, Gorilla) noch unmittelbar überzeugt. Es steht daher fest, dass wir es bei den Theilungserscheinungen der Zähne mit einem allgemein gültigen Gesetze zu thun haben.

Eine eigenthümliche, dem Menschen fremde Aeusserung dieses Gesetzes findet sich bei gewissen Thieren in der Art, dass die Pulpahöhle nicht wie bei der Theilung vom Centrum, sondern umgekehrt von der Peripherie aus erst eine spaltenförmige Verengerung, dann auf längere oder kürzere Strecken hin eine völlige Verschliessung erfährt (Fig. 5). Auch unter diesen Umständen entstehen Rinden- und Kernzonen, indem sich von den gegenüberliegenden Seiten aus die Kanälchen nur bis zu einer gewissen Entfernung gegenseitig nähern, dann aber winklig gegen die Pulpahöhle hin zu einander parallelem Verlaufe umbiegen. Hier spielt also die Ablenkung der Dentinekanälchen von der anfänglichen Richtung gleichfalls eine Rolle und der Fall hat insofern noch ein besonderes Interesse, als er nicht allein auf Säugethiere, sondern auch auf Kaltblüter Anwendung findet. Giftschlangen und Labyrinthodonten bieten an den Enden ihrer spaltenförmig verengten Pulpahöhle sprechende Beweise.

Unvollkommen wie vollkommen getheilte Zahnwurzeln haben das gemeinsam, dass sie aus einfacher Anlage hervorgehen. Es darf daher wohl angenommen werden, dass der Entstehung beider dieselben Vorgänge zu Grunde liegen und dass die Verschiedenheit des Endresultats nicht in qualitativen, sondern in quantita-

tiven Momenten ihre Erklärung zu suchen habe. Unvollkommen getheilte Zähne finden sich auf allen Uebergangsstufen von den einfachen bis zu den völlig getheilten. Sie sind daher wohl geeignet uns die verschiedenen Stationen vorzuführen, welche von diesen in raschem Fluge und ohne Hinterlassung bleibender Spuren durchlaufen werden. Dadurch gewinnen die eigenthümlichen Bilder der unvollkommen getheilten Zähne ein ganz besonderes Interesse und zwar um so mehr, als der Theilungsvorgang der Zähne noch in völligem Dunkel liegt. Die meisten Schriftsteller begnügen sich mit der Wiedergabe der einfachen Thatsache. Von einem Versuche der Erklärung oder auch nur der Erörterung der möglicherweise dabei wirksamen Momente ist kaum die Rede. Alles, was ich gefunden habe, ist eine Angabe von Cuvier[1]), wonach die Bildung mehrfacher Wurzeln darauf beruht, dass der Pulpakern nicht in voller Breite, sondern nur an bestimmten Stellen mit dem Grunde des Zahnsäckchens verwachsen sei. Diese Stellen werden zur Bildungsstätte der Wurzeln, indem die Dentine, nachdem sie am Grunde des Pulpakerns angekommen, in die von ihm gelassenen Lücken eindringe. Das Irrige dieser Lehre ist bereits durch Owen[2]) nachgewiesen worden, indem er hervorhob, dass die behauptete Ablösung der Pulpa zwischen den Wurzeln durch nicht vorhanden sei und, abgesehen von dem thatsächlichen Befunde, schon durch die vorhandene Cementschicht widerlegt werde. Im übrigen lässt er es zweifelhaft, was die örtlich beschränkte Neubildung der Pulpa in Gestalt mehrfacher Wurzeln bedinge. Er verwirft, und sicherlich mit Recht, den Gedanken an mechanische Einwirkungen von Seiten der umliegenden Knochenmasse. Aber auch das Zusammentreffen der sich bildenden Zahnwurzeln mit den vorhandenen Arterienzweigen erscheint ihm mehr als eine, in dem allgemeinen Gestaltungsprocesse begründete, begleitende Erscheinung denn als eine für die Formveränderung der Pulpa und der von ihr gelieferten Dentinemasse maassgebende Ursache. Auch Owen beschränkt sich somit im Grunde auf den einfachen Nachweis der Thatsache, dass der Spaltung der Dentine eine Spaltung der Pulpa vorausgeht.

---

1) G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. Paris, 1835. Tome IV, Première Partie. pag. 215.

2) a. a. O. S. 306.

Ich bin weit davon entfernt, mich zu einer wirklichen Erklärung des Theilungsprocesses der Zähne anheischig zu machen. Dazu bedarf es sicherlich ganz anderer Kenntnisse über die Gestaltungsbedingungen und die Mechanik der Gewebe, als sie uns für jetzt noch zur Verfügung stehen. Es darf aber immerhin ein Fortschritt genannt werden, wenn es uns gelingt, die mit einer solchen Theilung verbundenen Vorgänge klar zu erkennen und sie scharf von einander abzugränzen. Da verdient denn vor allem die Thatsache in den Vordergrund gestellt zu werden, dass die Theilung des Zahnbeines auf einer Umordnung der erzeugenden Elemente, der Odontoblasten, beruht. Anfangs bilden sie überall eine fortlaufende, in sich geschlossene Reihe und erzeugen eine durchaus einheitliche Dentinemasse. Später sondern sie sich in zwei oder mehr selbständige Gruppen und erzeugen demgemäss getrennte Dentinekerne. Die Sonderung geschieht immer von der Mitte des Zahnes aus, plötzlich und ohne verbindendes Zwischenglied bei vollkommener, langsam und unter bleibender Verknüpfung der beiden Endformen bei unvollkommener Theilung. Im letzteren Falle entspricht die einheitliche Rindenzone dem Anfangs-, die mehrtheilige Kernzone dem Endstadium. Ein und dieselben Odontoblasten durchlaufen sie beide und gestatten daher in ihren Producten einen Einblick in die Veränderungen, die sie im Verlaufe der Zeit erlitten haben, während solches bei der vollkommenen Theilung in Folge des plötzlichen Umschlages des einen Stadiums in das andere nicht möglich ist und die Erzeugnisse der Odontoblasten unvermittelt neben einander stehen oder vielmehr auf einander folgen. Auch dort ist übrigens in der scharfen Grenzlinie zwischen Rinden- und Kernschicht nicht zu verkennen, wie rasch der Uebergang des einen Stadiums in das andere erfolgt. Seite an Seite, in dicht geschlossener Reihe rücken in der Rindenschicht die Zahnkanälchen nach dem von einheitlicher Pulpamasse gebildeten Centrum vor. Auf einmal wird die Harmonie gestört und von der Mitte aus wandern die Odontoblasten in entgegengesetzter Richtung nach verschiedenen Mittelpunkten hin. Woher diese plötzliche Disharmonie? Sie kann unmöglich in den Zellen selbst liegen; deren Rolle ist dabei keine active, sondern eine passive. Alles spricht dafür, dass sie nicht freiwillig von der bisher eingehaltenen Richtung ablenken, sondern durch fremden Einfluss, dem sie, wie wir gesehen haben, oft nur zögernd nachgeben, ab-

gelenkt werden. Dieser Einfluss muss selbstverständlich von dem Ziele ausgehen, dem sie sich zuwenden und dieses Ziel sind die Gefässe der Pulpa. Wir kennen schon aus der Entwickelungsgeschichte des einfachen Zahnes die Herrschaft der Gefässe über die Pulpa und deren peripherisch gelagerte Odontoblasten. Sie bilden den Mittelpunkt, um welchen diese zu immer engern Kreisen sich zusammenziehen. Bei der Theilung der Zähne kommt diese Herrschaft noch viel bestimmter zum Vorschein. Sie reissen die einfache Reihe der Odontoblasten entzwei, indem sie jeweilen die ihr zunächst liegenden an sich heranziehen. Räthselhaft bleibt dabei nur der Umstand, dass diese Anziehungskraft nicht gleich von Anfang an wirkt und das Zustandekommen einer einheitlichen, mehrgefässigen Pulpa und damit auch die Bildung eines entsprechenden Zahnes verhindert. Nicht weniger räthselhaft ist die weitere Thatsache, dass sich bei den einen Zähnen dieser Einfluss plötzlich Geltung verschafft, bei den anderen erst, nachdem die einheitliche Dentinebildung bereits eine zeitlang angedauert, so dass das Product der Theilung nur noch innerlich, nicht aber auch äusserlich zu Tage zu treten vermag. Berücksichtigen wir indessen alle Umstände, so scheint im allgemeinen ein gewisser Zusammenhang zwischen diesen Vorgängen und dem gegenseitigen Abstande der Gefässe kaum in Abrede gestellt werden zu können. Je weiter die Gefässe auseinanderliegen, um so früher scheiden sich auch äusserlich ihre Machtterritorien, je näher sie zusammenrücken, um so länger bleiben sie zu einheitlichem Thun und Treiben verbunden. Dort sehen wir die Theilung primär und gleich mit voller Consequenz, hier erst secundär innerhalb des Rahmens der vorher ungetheilten Grundform auftreten. Wovon es abhängt, dass im letzteren Falle die abgelenkten Odontoblasten ihre bisherige Thätigkeit ändern, indem sie statt zahlreicher feiner weniger zahlreiche und dafür gröbere Kanälchen liefern, bleibt vor der Hand ein Räthsel. Wäre solches überhaupt eine Erklärung, so würde ich sagen, es handle sich um veränderte Ernährungsbedingungen und zwar um so mehr, als ja auch bei einfachen Zahnwurzeln die entsprechende Umbildung regelmässig nur die innersten, also die am spätesten und erst bei beginnender Erlahmung des Zahnwachsthums gebildeten Theile des Zahnbeines betrifft. So viel steht fest, dass für das einfache radiäre Weiterspinnen der Dentinekanälchen eine gewisse Dicke der sie trennenden Pulpaschicht un-

erlässlich ist. Genügt diese nicht mehr, so lenken die einander gegenüberstehenden jeweilen in übereinstimmender Richtung nach dem nächsten Gefässmittelpunkte ab. Dafür sprechen auch die Bilder der von der Peripherie her spaltenförmig sich verengernden Pulpahöhle gewisser Thiere. Die Dicke der Pulpa wird um so bälder ungenügend, je ferner das Gefäss abliegt, sie entspricht den Anforderungen um so ausdauernder, je geringer der Abstand dieses letzteren. Dass in der That derartige Einflüsse wirksam sind, beweist auch noch die Thatsache, dass die den Gefässen näher liegenden Odontoblasten der Polseiten von all diesen Vorgängen unberührt bleiben. Sie ändern weder die Richtung noch die Form.

Die Beobachtung an unvollkommen getheilten Zähnen lässt uns also zwei Dinge durchaus klar und unzweideutig erkennen. Die Theilung beruht auf einer Wanderung und damit verbundenen Umordnung eines Theiles der Odontoblasten. Beide werden von den Gefässen aus beherrscht. Wir sind daher wohl berechtigt, letzteren einen spezifischen, ja geradezu einen entscheidenden Einfluss auf den ganzen Vorgang zuzuerkennen und daher das Zusammentreffen ihrer Zahl mit derjenigen der sich bildenden Wurzeln nicht, wie Owen will (Odontography, S. 307), als ein bloss nebensächliches und für den eigentlichen Theilungsvorgang unwichtiges anzusehen. Sache weiterer Forschung wird es nun sein, die Natur dieses Abhängigkeitsverhältnisses von Gefässen und Odontoblasten klar zu legen und die zur Stunde noch mystische „Anziehungskraft“ der ersteren in klare mechanische Beziehungen umzusetzen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII.

Querschnitte in verschiedener Weise getheilter Zahnwurzeln, vermittelst des Sciopticons mit vorgesetztem Prisma in den Grundzügen entworfen und mit Hülfe des Mikroskopes in den feineren Verhältnissen ausgeführt.

Fig. 1. Erster oberer Praemolarzahn des Menschen mit centralem Cementkern.

Fig. 2. Oberer Praemolarzahn des Menschen.

Fig. 3. Oberer Molarzahn des Menschen im ganzen Querschnitt (A) und mit stärker vergrössertem Mittelstück (B).

Fig. 4. Zweiter oberer Molarzahn des Menschen.

Fig. 5. Querschnitt einer Wurzel des Backzahnes vom Pferde mit peripherisch verengter Pulpahöhle.

Das histologische Verhalten fossilen Knochen- und Zahngewebes.

Von

Prof. Dr. **Chr. Aeby**
in Bern.

Hierzu Tafel XXIV.

Die bahnbrechenden Arbeiten von Agassiz [1]) und Owen [2]) haben der Wissenschaft das Gebiet der fossilen Gewebe für die Zähne erobert, Quekett [3]) hat bald darauf dasjenige des Knochengewebes beigefügt und aus jüngster Zeit verdanken wir Hasse [4]) den Nachweis, dass selbst knorplige Theile ihr Bild vor der Zerstörung zu bewahren und in fester Gestalt der Nachwelt zu überliefern vermögen. Die Genannten rühmen alle in Wort und Bild die treffliche Erhaltung der feineren Structur, ohne jedoch die

1) Louis Agassiz, Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel, 1833—43.

2) Richard Owen, Odontography. London, 1840—1845.

3) On the Intimate Structure of Bone, as composing the Skeleton in the four great Classes of Animals, viz., Mammals, Birds, Reptiles, and Fishes, with some Remarks on the great Value of the Knowledge of such structure in determining the Affinities of Minute Fragments of Organic Remains. By John Quekett, Assistant Conservator of the Museum of the Royal College of Surgeons of England. The Transactions of the Microscopical Society of London. Vol. II. London 1849.

4) C. Hasse, Die fossilen Wirbel. Morphologisches Jahrbuch. Bd. II. 1876.

letztere als solche einer genauen Prüfung zu unterziehen; es waren eben vorzugsweise zoologische Zwecke, die sie verfolgten. Ich selbst habe mich zur Untersuchung fossiler Gewebe zunächst nur durch den Wunsch bestimmen lassen, mir über den Grad und die Vollkommenheit ihrer Erhaltung aus eigenem Augenschein ein Urtheil zu bilden. Sie gewann indessen für mich sehr bald ein erhöhtes Interesse, indem ich erkannte, dass der Charakter des fossilen Gewebes in den bisherigen Darstellungen noch keineswegs seinen vollen Ausdruck gewonnen hatte. Ueber den Zustand der feinen Hohlräume und Kanäle, wie sie durch Zellen und deren Abkömmlinge erzeugt werden, lagen nur spärliche, gelegentlich hingeworfene Bemerkungen vor und doch treten gerade hier nicht unwichtige Fragen in den Vordergrund. Von den beiden Pionieren auf unserm Gebiete, von Owen und Agassiz war nach dieser Seite hin von vorn herein nichts zu erwarten, da sie noch in der Meinung ihrer Zeit befangen waren, als seien die betreffenden Räume auch frisch mit Kalk gefüllt. Um wie viel mehr musste solches nicht erst in den Petrefacten der Fall sein! Quekett war hierin schon besser berathen. Er wusste, dass sich die Zellenräume des frischen Knochens mit durch Alkanna gefärbtes Terpentinöl füllen und beobachtete (a. a. O. S. 49), dass solches bei den meisten, wenn nicht bei allen fossilen Knochen (in most, if not all, fossil bones) nicht mehr geschieht, ja dass selbst das Kochen in Canadabalsam die opake Beschaffenheit der Zellen nicht zu beseitigen vermag. Er erklärt dies dadurch, dass die erdigen Substanzen, in welchen die Knochen so lange Zeit eingebettet gewesen, in die Hohlräume eingedrungen seien und sie in ähnlicher Weise gefüllt hätten, wie man auch häufig an Mumienknochen die zur Einbalsamirung der Leichen verwendeten Stoffe antreffe. Von dem Zahngewebe spricht Quekett nicht. Hasse hinwiederum (a. a. O. S. 24) erwähnt nur, dass bei Fischwirbeln in den Zellhöhlen verkalkten Knorpels grösstentheils eine gleichmässige, gelbliche Färbung getroffen werde. Andere unsern Gegenstand berührende Angaben habe ich trotz eifrigen Suchens in der Literatur nicht aufzustöbern vermocht. Ich will auch nicht unerwähnt lassen, dass ich die Kenntniss der Arbeit von Quekett nur einem glücklichen Zufall verdanke, da sie aus den Literaturverzeichnissen, sicherlich unverdientermaassen, verschwunden ist.

Den genannten Schriftstellern zufolge müsste bei fossilen

Geweben die Füllung der von den Zellen gelassenen Räume als der gesetzliche Zustand angesehen werden. Dem ist indessen nicht so. Die betreffenden Räume füllen sich, wie wir nachweisen werden, nur unter ganz bestimmten äusseren Bedingungen und völlig unabhängig von der Versteinerung der allgemeinen Grundsubstanz. Sonst bewahren sie ihre volle Durchgängigkeit und unterscheiden sich in keiner Weise von denen des frischen Gewebes.

Es dürfte zweckmässig sein, vor allem den objectiven Thatbestand für die von mir untersuchten Gewebe festzustellen. Ich halte mich bei der Aufzählung an die grossen geologischen Epochen. Als Uebergang zur Jetztzeit mag am Schlusse auch die sogenannte prähistorische Zeit eine Stelle finden. Ich schicke die Bemerkung voraus, dass die sämmtlichen aufgeführten Organe hinsichtlich ihrer histologischen Erhaltung nichts zu wünschen übrig liessen und mit wenigen Ausnahmen als dem frischen Gewebe ganz oder nahezu ebenbürtig bezeichnet werden müssen. Das von mir verarbeitete Material ist kein nach besonderen Principien ausgewähltes. Ich habe es vielmehr einfach so genommen, wie es mir durch die Zuvorkommenheit befreundeter Collegen (Prof. Lang in Solothurn und Prof. Bachmann in Bern) zur Verfügung gestellt wurde. Sämmtliche Angaben, zumal auch diejenigen der Färbung, beziehen sich auf Dünnschliffe im Gesichtsfelde des Mikroskopes. Als „leer" bezeichne ich diejenigen Hohlräume, die der festen Einlagerung entbehren und daher wirklich durchgängig sind[1]).

I. Steinkohlensystem.

1. Polyrhizodus radicans aus dem Kohlenkalke von Irland. Vasodentine der Zähne grossentheils intensiv rostfarben. Zahn- und Gefässkanälchen nahezu vollständig mit schwarzrother Masse gefüllt.

2. Psephodus magnus, Ag. aus dem Kohlenkalke von Irland. Vasodentine der Zähne in der Grundsubstanz hell gelbbraun. Zahn- und Gefässkanälchen zu einem guten Theile mit rostfarbenen, stellenweise unterbrochenen Massen gefüllt, sonst leer.

II. Jurassisches System.

1. Strophodus (Psammodus) subreticulatus aus dem Oolith. (Fig. 1 A. u. B.)

In der Vasodentine der Zähne sämmtliche Kanäle nur strecken-

1) Es darf wohl unbedenklich angenommen werden, dass dieselben nur n ganz trockenem Gestein Luft, sonst aber Wasser enthalten.

weise und zudem an verschiedenen Stellen in sehr ungleichem Grade mit schwärzlicher Masse gefüllt, sonst völlig leer. Dieselbe Masse durchsetzt auch in unregelmässig vertheilten, meist eckigen Flecken die Grundsubstanz, mancherorts spärlich, anderwärts in breiten netzartig verbundenen Zügen, die auffälliger Weise den Grenzen der einzelnen Kanalsysteme entlang ziehen, sie selbst aber ganz oder grossentheils frei lassen. Jene erstellen daher ein continuirliches dunkles Gerüste, dessen langgestreckte cylindrische Maschen von einer hellen, die Kanäle der Vasodentine bergenden Substanz erfüllt werden. Die daherige Zeichnung ist schon für das blosse Auge sichtbar, tritt aber besonders auffällig im Gesichtsfelde des Mikroskopes zu Tage. Uebrigens giebt es auch Parthieen, wo die schwarze Färbung das ganze Gewebe gleichförmig deckt.

2. Pycnodus Hugii aus dem Portlandkalke von Solothurn. (Fig. 2 A u. B.) Die Zähne bestehen aus einfacher, entweder farbloser, gelblich durchscheinender, oder in den äusseren Parthieen mehr oder wenig tief schwarz gefärbter Dentine. Im ersteren Falle sind sämmtliche Dentinekanälchen durchaus leer, im letzteren nehmen sie in ihren äusseren Abschnitten eine schwärzliche Masse auf, ohne jedoch ganz gefüllt zu werden. Die gefärbte Zone der Zähne setzt sich in ziemlich scharfer Grenzlinie von der ungefärbten ab. In letzterer sind die Kanälchen wieder nahezu leer. Die schwärzliche Masse tritt nur in grösseren Abständen und auf ganz kurze Strecken auf, so dass bei mässiger Vergrösserung eine feine dunkle Sprenkelung auf hellem Hintergrunde entsteht.

Knochengewebe lieferte ein Unterkiefer mit farblosen Zähnen. Die Grundsubstanz erschien farblos, das Netz der äusserst zierlich verzweigten Zellen sammt den vorhandenen Gefässkanälchen war überall von Einlagerungen frei und leicht durchgängig für Flüssigkeiten.

3. Madriosaurus und Machinosaurus Hugii aus den Steinbrüchen von Solothurn.

Der Schmelz der Zähne diffus rauchgrau mit zahlreich eingestreuten schwarzen Punkten von verschiedener Grösse. Die darunter liegenden Interglobularräume theils von derselben schwärzlichen Masse erfüllt, theils leer. Die Dentinekanälchen in der Mehrzahl leer; nur einzelne auf längere Strecken gleich den Interglobularräumen gefüllt.

4. Lepidotus aus den Steinbrüchen von Solothurn.

Hautschuppe mit diffus rauchgrauer, von zahlreichen schwarzen Punkten und grösseren eckigen Flecken durchsetzter Schmelzschicht. Aehnliche Flecken zerstreut auch in der sonst farblosen Hauptmasse. Die Gefässkanäle nur theilweise von derselben dunklen Masse eingenommen, das äusserst zierliche Zellennetz bis auf wenige Stellen vollkommen leer.

5. Hautschild eines Sauriers aus den Steinbrüchen von Solothurn.

Die Wandungen der Gefäss- und Markräume gelb- oder schwarzbraun, vielerorts mit Unterbrechung, beschlagen, letztere von weissen Massen (Kalkspath) erfüllt. Die Zellenräume und ihre Ausläufer theils voll tiefbrauner Materie, theils leer.

6. Rückenschild von Plesiochelys solodurensis, Rüt. aus den Steinbrüchen von Solothurn.

Verhält sich ähnlich dem Hautschilde des Sauriers, nur ist die braune Ausfüllungsmasse weniger vertreten. Sie lässt die feineren Gefässkanäle grösstentheils, die Zellenhöhlen sämmtlich frei.

III. Kreide.

1. Plesiosaurus (?) aus der oberen Kreideformation von Cambridge.

Schwammiges Knochengewebe von diffus gelbbrauner Färbung. Die Markräume mit dunkelbraunen Massen gefüllt, ebenso ein Theil der Zellenhöhlen, die anderen leer.

IV. Tertiäre Bildungen.

1. Lamna.

Vasodentine der Zähne in den Gefässkanälen nur leicht mit theils schwarzen, theils braunen Massen infiltrirt. Von den Dentinekanälchen die einen gefüllt, die andern leer.

2. Carcharodon polygyratus aus der Mollasse.

Vorderzahn. Grundsubstanz streckenweise diffus braun. Gefäss- und Dentinekanälchen des Innern zum Theil schwarz infiltrirt. Dentinekanälchen der oberflächlichen Rindenschicht sämmtlich leer.

3. Zygobates Studeri aus dem Muschelsandstein des Bucheggberges (Solothurn).

Zahn. Grundsubstanz der Vasodentine von hellbrauner Färbung. Gefässkanäle durchweg, Dentinekanälchen nur theilweise und mit Unterbrechung voll rostbrauner Masse.

4. **Emys** aus der untern Süsswassermollasse von Aarwangen (Bern).

Die Markräume des Hautpanzers voll Kalkspath, die Knochensubstanz gleichförmig braungelb, die Zellenhöhlen leer.

5. **Säugethier** (?) aus der unteren Süsswassermollasse von Aarwangen.

Knochensubstanz gleichförmig braungelb. Gefässkanäle der Wand entlang dunkel inkrustirt. Zellenhöhlen sämmtlich leer.

6. **Aceratherium** (**Rhinoceros**) aus der unteren Süsswassermollasse von der Engehalde bei Bern und vom Bumbachgraben bei Schangnau (Kanton Bern). (Fig. 3.)

Knochen und Zähne von ersterem Fundorte ziemlich farblos, von letzterem mit hellbraunem Farbenton. Das Knochengewebe von Bern compact, in der Grundsubstanz hell und von prachtvoll erhaltener Structur. Die sämmtlichen Gefässkanälchen dicht mit rostbraunen Massen angefüllt. Die Zellenhöhlen nur sehr vereinzelt von ähnlicher Beschaffenheit, in erdrückender Mehrheit leer und daher farblos. Die Knochensubstanz von Schangnau spongiös mit von Kalkspath erfüllten Markräumen. Gefässkanäle kamen nicht zur Beobachtung; die Zellenhöhlen waren durchweg leer. Die Dentine beider Localitäten wies nur wenig gefüllte Kanälchen auf; die meisten von ihnen waren leer.

7. **Halitherium Studeri** aus dem Muschelsandstein des Bucheggberges (Solothurn). (Fig. 4.)

Dichtes, zum Theil farbloses, zum Theil rostbraun infiltrirtes Knochengewebe. In ersterem sind die Knochenzellen fast sämmtlich leer und die Gefässkanäle nur streckenweise von braunen Massen eingenommen, in letzterem strotzen beide von dunklem Inhalte. Beide Formen liegen vielfach wirr durcheinander mit bald schrofferen, bald milderen Uebergängen. Die braune Färbung der Grundsubstanz und, Hand in Hand mit ihr, die Füllung der Zellenräume geht offenbar von den Gefässkanälen aus.

8. **Mastodon** (?) aus der Pechkohle der oberen Süsswassermollasse von Käpfnach am Zürchersee.

Compacte, gleichförmig dunkelgefärbte Knochensubstanz mit zum Theil schwarzbraun gefüllten Gefässkanälchen und leeren Zellenhöhlen.

9. **Hippopotamus** von St. Ciro bei Palermo.

Compacte Knochensubstanz. Gewebe körnig opak. Gefäss-

kanälchen stellenweise mit bräunlichem Anfluge der Wandung. Zellenhöhlen ausnahmslos leer. — Im Cemente desselben Thieres die Zellen bis auf einzelne gelblich gefärbte leer.

10. Hyopotamus Gresslii, Rüt. aus dem Eocen von Ekerkingen.

Die Grundsubstanz des Unterkiefers körnig faserig getrübt, doch farblos. Sämmtliche Zellenhöhlen leer. Die Dentinekanälchen eines zugehörigen Mahlzahnes zeigen bis auf einzelne punktförmige Einlagerungen dasselbe Verhalten.

11. Ursus spelaeus vom Wildkirchli, Appenzell.

Cement und Dentine des Eckzahnes besitzen alle Eigenschaften frischen Gewebes. Feste Einlagerungen irgend welcher Art fehlen gänzlich.

12. Megatherium Cuvieri aus dem Pampasthone von Südamerika.

Zahnwurzel mit Cement und Dentine. Gefässräume, Zellenhöhlen und Dentinekanälchen theils leer, theils mit schwarzbraunen Massen gefüllt.

13. Meles taxus aus dem Diluvialkies von Zimmerwald bei Bern.

Grundsubstanz des Oberschenkels körnig faserig opak, doch farblos. Zellenhöhlen leer.

V. Praehistorische Stationen.

1. Equus Caballus von Solutrée. Dep. Saône et Loire.

Compactes Knochengewebe körnig getrübt. Zellen und Gefässkanälchen leer, letztere hin und wieder mit gelblichem Anfluge.

2. Cervus Tarandus von gleichem Fundorte.

Das Gewebe der Compacta viel heller und homogener als beim Pferde. Die Zellenhöhlen gleichfalls leer, dagegen die Gefässkanäle bereits zum Theil voll dunkler Massen.

3. Bos Taurus von Artigues, Dép. du Var.

Grobkörnig faserige Trübung der Compacta. Keinerlei Füllung der Hohlräume.

4. Mensch.

a. Hinterhauptsschuppe aus der Höhle von Gonfaron, Dép. du Var. Rennthierperiode.

Grundsubstanz farblos mit zerstreuten rostbraunen Flecken. Gefässkanälchen hin und wieder gelblich angeflogen. Zellenhöhlen leer.

b. Oberschenkelknochen aus einem Pfahlbau des Bielersees. Steinzeit.

Grundsubstanz gleichförmig braun. Sämmtliche Zellen- und Gefässräume leer.

5. Euryapteryx rheides aus Neuseeland.

Compacte Schicht des Schulterblattes. Grundsubstanz schwach körnig faserig und gelblich. Alles Uebrige wie bei frischem Gewebe.

Der Inhalt der vorstehenden Liste ist so mannigfaltig und ihr Ergebniss so klar, dass ich auf eine Vergrösserung derselben glaube verzichten zu dürfen. Zwei entscheidende Thatsachen treten daraus mit aller Bestimmtheit hervor, für's erste die, dass die feinen Gewebslücken sehr oft bei der Petrification im leeren Zustande verbleiben, für's zweite die andere, dass, wo eine Ausfüllung stattfindet, die ausfüllende Masse immer eine von der petrificirenden verschiedene ist. Das beweist zur Genüge, dass diese Ausfüllung keinen integrirenden Bestandtheil des Versteinerungsprocesses ausmacht, dass es sich dabei vielmehr um einen ganz anderen Prozess handelt, der wohl mit dem ersteren zusammentreffen kann, aber keineswegs muss. In dieser gegenseitigen Unabhängigkeit der beiden Vorgänge liegt denn auch sicherlich ein wesentlicher Grund für die vortreffliche Erhaltung der Gewebe. Die Territorien der cellulären und der intercellulären Bezirke werden von vorn herein streng auseinandergehalten und eine Verwischung der Grenzmarken, wie sie bei allgemeiner Ueberschwemmung mit gleichartigen Stoffen eintreten müsste, erscheint als unmöglich. Die Versteinerung geschieht nicht durch einfache Ein- und Anlagerung von aussen her eindringender Stoffe, sonst müsste sie ja gerade mit der Ausfüllung der vorhandenen Hohlräume den Anfang machen. Sie ist vielmehr das Product einer chemischen Metamorphose der bereits vorhandenen festen Gewebstheile. Häufig hat es dabei sein Bewenden und dann bleiben, wie verschiedene Beispiele gezeigt haben, die Gefäss- und Zellenlücken vollständig frei. In anderen Fällen nehmen diese, vielleicht schon früher, vielleicht auch erst später, wie es gerade die besonderen Verhältnisse mit sich bringen, besondere Stoffe auf, die wiederum auf sie beschränkt bleiben oder aber in wechselnder Ausdehnung auf die Nachbarschaft übergreifen und eine mehr oder weniger gleichförmige Durchsetzung des ganzen Gewebes bewirken können. Die diffuse rostbraune Färbung der Zähne von Polyrhizodus und Psephodus,

sowie der Knochen von Halitherium mag hierfür als Beleg hervorgehoben werden. Der von Quekett angeführte Vergleich mit den Mumienknochen trifft freilich nicht zu, da es sich dabei nicht wie bei diesen um das Eindringen gelöster und dann einfach erhärtender Stoffe, sondern um durch weitere Umsetzungen in einer Lösung entstehende Niederschläge handelt. Woher ihre Vorliebe für die Schmelzschicht der Lepidotusschuppe und der Saurierzähne herrührt, vermag ich nicht zu sagen, ebensowenig, wie die oft so eigenthümliche Vertheilung — ich erinnere an die Zähne von Strophodus — zu erklären ist. Es sind dies übrigens Fragen ohne weiteres histologisches Interesse. Dass vielfach örtliche, mehr oder weniger zufällige Umstände eine Rolle spielen, wird durch die Unregelmässigkeit der Erscheinung und durch die Unmöglichkeit, sie zu Raum und Zeit in ein bestimmtes Verhältniss zu bringen, genügend bewiesen. Die verhältnissmässig jungen Versteinerungen von Zygobates und Halitherium geben in manchen Parthien den viel älteren von Psephodus nur wenig nach und anderseits zeigen gleichaltrige Knochen und Zähne von verschiedenen Stellen ein ganz verschiedenes Verhalten[1]). Es genügt, an die geschilderten Reste von Pycnodus, Aceratherium und Halitherium zu erinnern. Selbst bei der Jetztzeit nahe stehenden Gebilden bekundet sich schon derselbe Unterschied. Das Pferd von Solutrée hat leere, das Rennthier von ebendaher bereits ziemlich reichlich gefüllte Gefässkanälchen. Zur wirklichen Petrificirung ist es hier noch nicht gekommen und es beweist daher dieser Fall, dass die Ausfüllung der Hohlräume zeitlich der Metamorphose der Grundsubstanz voraneilen kann.

Diese Vorgänge weiter zu verfolgen liegt nicht in unserer Aufgabe. Ihr genügt der Nachweis, dass bei der Versteinerung sklerosirter Gewebe zwei ganz verschiedene Vorgänge, die nothwendige und darum typische Metamorphose der Grundsubstanz und die Ausfüllung der von ihr gelassenen Lücken, wohl zu unterscheiden sind. Die Verschiedenheit der beiderorts abgelagerten

---

1) Aus diesem Grunde können die oben gegebenen Beschreibungen fossiler Gewebe keinen Anspruch auf allgemeine Gültigkeit machen. Es ist vielmehr sicher, dass ein und dasselbe Gewebe je nach der Umgebung, in der es uns überliefert worden, ein ganz verschiedenes Gepräge darbieten kann. Für die von uns in's Auge gefasste Frage ist dies indessen gleichgültig.



Stoffe spricht für die Verschiedenheit der Prozesse, die dieser Ablagerung zu Grunde liegen.

Die dunkle, theils rostbraune, theils schwärzliche oder schwarze Färbung der in den Hohlräumen abgelagerten Massen legte den Gedanken an Metall- und zwar vor allem an Eisenverbindungen nahe[1]). Hr. Prof. v. Nencki hatte die Freundlichkeit, durch seinen damaligen Assistenten, Hr. Dr. Hamerbacher, eine Anzahl bezüglicher Analysen anstellen zu lassen. Den mir von ihm gewordenen Mittheilungen zufolge ist bei den dunkel gefärbten Zähnen von Polyrhizodus, Pycnodus, Strophodus und Madriosaurus im Vergleich zu frischen Zähnen in der That der hohe Eisengehalt das auffallendste. Bei Polyrhizodus überstieg er 7 %, bei den anderen schwankte er zwichen 3 und 4 %. Pycnodus, Strophodus und Madriosaurus besitzen ihn als eine Verbindung von Eisenoxyd, die durch Behandlung des gepulverten Zahnes mit verdünnter Salzsäure als schwarzes, amorphes, unter diesen Umständen unlösliches Pulver isolirt werden kann. Ein Theil des Eisens erscheint als Schwefelkies[2]).

Hr. Prof. Valentin hat auf meine Bitte hin das Knochen-

1) Auf den oft sehr reichlichen Eintritt von Eisen und Mangan in Pfahlbautenknochen hat mein Bruder (Carl Aeby, Ueber die unorganische Metamorphose der Knochensubstanz, dargethan an schweizerischen Pfahlbautenknochen. Bern, 1870. S. 19 u. 21) aufmerksam gemacht. Der Röhrenknochen eines Rindes aus der Pfahlbaute von Montelier im Murtensee zeigte sogar stellenweise oberflächliche Vivianitsbildung (a. a. O. S. 33). Leider steht mir in diesem Augenblicke kein ähnlicher Knochen zur Verfügung. Ich halte es indessen für kaum zweifelhaft, dass in derartigen Fällen wenigstens ein Theil des Eisens in den Gefäss- und Zellenlücken des Gewebes aufgespeichert wird. Die von mir untersuchten Pfahlbautenknochen von Rind, Bär, Schaf, Ziege u. s. w. verhielten sich sämmtlich wie der oben aufgeführte Schenkelknochen des Menschen.

2) Hr. Dr. Hamerbacher wird anderwärts seine Resultate veröffentlichen. Eines erlaube ich mir indessen als von allgemeinem Interesse hier noch in Kürze hervorzuheben, dessen Mittheilung ich gleichfalls Hrn. Prof. v. Nencki verdanke. Das bei 120—130° bis zu constantem Gewichte getrocknete Pulver der zuletzt genannten Zähne ergab beim Glühen einen Verlust von 4—5 %, der durch kohlensaures Ammoniak nicht restituirbar war. Besondere Untersuchungen erwiesen, dass etwa die Hälfte desselben organischer Substanz (sie wurde als solche dargestellt), der Rest wahrscheinlich Hydratwasser, das erst beim Glühen ausgetrieben wurde, angehörte.



gewebe von Aceratherium und das Zahngewebe von Madriosaurus im polarisirten Lichte untersucht. Die Fähigkeit der Doppeltbrechung hatte weder in dem einen noch in dem anderen Falle die geringste Veränderung erlitten.

Zum Schlusse eine allgemeine Bemerkung. Die Anerkennung einer fortschreitenden Entwickelungsfähigkeit organischer Formen ist einer der Eckpfeiler unserer jetzigen Naturwissenschaft. Theoretisch ist nun sicherlich kein Grund vorhanden, für die Differenzirungsweise der Gewebe ohne weiteres einen absoluten Stillstand anzunehmen. Meine Hoffnung, möglicherweise von den jetzigen abweichende Formen zu finden, ist freilich bisher nicht in Erfüllung gegangen. Der von Quekett (a. a. O. p. 57) aufgestellte Satz, dass das Gesetz der Knochenbildung zu allen Zeiten dasselbe war und dass der Charakter des Gewebes ein für die Hauptklassen der Wirbelthiere constanter sei, gilt noch heute wie vor 30 Jahren.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV.

Fig. 1. A Dickendurchschnitt, B Flächendurchschnitt eines Zahnes von Strophodus (Psammodus) subreticulatus aus dem Oolith. Die Grundsubstanz zum Theil (a) in breiten Zügen, zum Theil (b) nur in kleinen zerstreuten Flecken von schwarzen Eisenmassen durchsetzt. Die feineren und gröberen Kanälchen streckenweise von derselben Masse erfüllt, streckenweise leer.

Fig. 2. A Dickendurchschnitt eines Zahnes von Pycnodus Hugii aus dem Portlandkalke, mit schwärzlicher, von Eisenmasse stark durchsetzter Aussenzone (c) und heller Innenzone mit mässiger Einlagerung von Eisen. Die freie Randschicht entspricht einem Theile der gewölbten, natürlichen Oberfläche des Zahnes. — B zeigt vergrössert drei Dentinekanälchen in theils leerem, theils von Eisenresten erfülltem Zustande.

Fig. 3. Knochenschliff von Aceratherium aus der unteren Süsswassermollasse von der Engehalde bei Bern. Die Gefässkanälchen voll rostfarbener Eisenmasse. Die Grundsubstanz an zwei beschränkten Stellen von ähnlichen, dendritischen Einlagerungen durchsetzt, sonst völlig frei und farblos. Die Zellenhöhlen leer.

Fig. 4. Knochenschliff von Halitherium Studeri aus dem Muschelsandstein. Sämmtliche Gefässkanälchen mit rostfarbener Eisenmasse dicht

erfüllt. Dieselbe Masse durchsetzt diffus den grössten Theil der Grundsubstanz und erfüllt hier auch die Zellenhöhlen. Wo die Infiltration der Grundsubstanz fehlt (b), erscheinen die Zellenhöhlen leer.

In Fig. 3 und 4 sind der einfacheren Herstellung der Tafel zu Liebe die in Wirklichkeit rostfarbenen Einlagerungen gleichfalls schwarz gehalten. — Sämmtliche Abbildungen wurden vermittelst des Sciopticons mit vorgelagertem Prisma in den Hauptzügen angelegt und mit Hülfe des Mikroskopes in den Einzelheiten ausgeführt.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg.)

Ueber die Eientwickelung bei Batrachiern und Knochenfischen.

Von

N. Kolessnikow
aus St. Petersburg.

Hierzu Tafel XXV.

Das Ei als erster Keim jedes höheren Organismus war immer eines der beliebtesten Objecte für anatomische und embryologische Untersuchungen. Besonders seitdem Baer (1) das Ei der Säugethiere entdeckt und durch seine ausgedehnten Studien die vergleichende Embryologie begründet hat, hat eine ganze Reihe von Arbeiten diese Richtung genommen. Ich verzichte hier darauf, eine vollständige Uebersicht des Standes unserer jetzigen Kenntnisse von der Eibildung zu geben, und werde mich auch bezüglich der Literatur-Angaben auf diejenigen Werke beschränken, welche dem speciellen Thema meiner Untersuchungen näher stehen, da wir eingehende literarische Arbeiten besonders von Waldeyer (7) und Ludwig (20) besitzen.

Die Eier und Eifollikel bei den verschiedenen Thierklassen und Species waren bis zu dem Zeitpunkte, wo die so bekannten Arbeiten von Valentin (21) und Pflüger (6) erschienen, als Ab-

kömmlinge von zelligen Elementen des Ovarialstroma betrachtet worden. Erst Pflüger (l. c.), der die Angaben von Valentin (l. c.) bestätigt hat, ist durch seine Untersuchungen der Eierstöcke höherer Wirbelthiere zu der Ueberzeugung gekommen, dass das Ei und die Eifollikel epitheliale Bildungen seien.

Die Beobachtungen von Pflüger (l. c.) wurden durch verschiedene Forscher bestätigt und erweitert, namentlich durch Waldeyer, v. Beneden (8), Götte (9), Ludwig (l. c.) und Andere.

Indessen haben wir bis jetzt nur noch wenige Untersuchungen über die Entwickelung der Eierstöcke und des Eies bei den Batrachiern und Knochenfischen; die Beschreibungen der meisten Autoren behandeln die erste Entwickelungsperiode des Eies und der Eifollikel der obigen Species mehr nach Analogie des Befundes bei anderen Thieren. Ueber den Bau und die Beschaffenheit der Eihüllen bei den Knochenfischen z. B. existiren zwar viele Beobachtungen; nichts destoweniger sind die ersten Entwickelungsstadien des Eies hier nur sehr wenig beachtet worden. Nach dieser Richtung besitzen wir für die Fische nur eine einzige Untersuchung, die von Waldeyer, der die erste Entstehung des Primordialeies vom Eierstocksepithel aus beim Hecht beschrieben hat.

Was die Batrachier anbetrifft, so finden wir auch hier nur sehr wenige und dabei einander widersprechende Angaben in Bezug auf die Entstehung des Eies. Die Resultate der Untersuchungen über die erste Entstehung des Primordialeies aus einer Zelle des Eierstocksepithels (Keimepithels) (Waldeyer's, Spengel's (19) und Anderer) läugnet Götte (l. c.) nach seinen Untersuchungen über Eientwickelung beim Bombinator igneus; nach ihm soll das Ei keine Zelle sein, sondern eine unorganische protoplasmatische Masse. Das Ei entwickele sich nicht aus einer Zelle (aus einer Epithelzelle, wie Waldeyer behauptet), sondern aus vielen zusammen verschmelzenden Zellen.

Ueber die Morphologie des Eies existiren seit jeher die verschiedensten Meinungen. Nach dem Erscheinen der Arbeit Pflüger's (l. c.) änderten sich die Begriffe vom Ei und von der Eientwickelung vollständig. Nach ihm entwickeln sich die Graaf'schen Follikel durch Einschnürung aus den drüsenartigen Bildungen des Eierstockes, den sogen. Schläuchen, welche schon früher durch Valentin und Billroth gefunden worden waren; doch verdanken

wir Pflüger die ausführliche Beschreibung dieser Schläuche, welche er bis an das Eierstocksepithel verfolgt hat.

In den Schläuchen selbst befinden sich nach Pflüger die Keimbläschen, welche nach dem unteren Ende der Schläuche allmählich sich vergrössern, und um welche mehr Protoplasma auftritt, so dass sie an dieser Stelle sich als grosse Zellen darstellen (Ureier, Pflüger). Diese grossen Zellen unterscheiden sich deutlich von den sie umgebenden kleinen Zellen. Sie bilden die definitiven Eier durch einen Sprossungsvorgang und befinden sich in solcher Gestalt noch lange Zeit in Zusammenhang mit einander, wodurch sie eine Art Ketten bilden (Pflüger'sche Ketten). Noch später schnüren sich am unteren Ende der Schläuche einzelne definitive Eier nebst den benachbarten Epithelzellen (späterem Follikelepithel) ab. Bald nach Pflüger haben Spiegelberg (22), Letzerich (23), Langhans (24) diese Schläuche beim Menschen gefunden, Stricker (25) beim neugebornen Hühnchen. Doch haben Grohe (26), Bischoff (27) und Henle (29) auf Grund ihrer Untersuchungen über fötale und junge Eierstöcke des Menschen diese Schläuche geläugnet.

Sowohl Pflüger (l. c.) als seine nächsten Nachfolger haben es indessen unentschieden gelassen, ob die Schläuche von dem Ovarialepithel ausgehen. Die Arbeit von Waldeyer (l. c.) hat nach dieser Richtung eine Lücke ausgefüllt. Er war der erste, der die Entstehung des Eies (Primordialei) und des Follikelepithels aus dem Eierstocks-Epithel sicher nachgewiesen hat. Ein genetischer Unterschied zwischen Primordialeiern und Follikelepithel existirt nach ihm nicht. Den Bildungsprocess der genannten Theile beschreibt Waldeyer in folgender Weise:

Der Durchwachsungsprocess des vascularisirten Stroma einerseits und des Oberflächenepithels (Keimepithels) andererseits bewirkt, dass im bindegewebigen Stroma kleine und grössere Massen des Epithels eingebettet werden. Zwischen diesen Epithelzellen vergrössern sich einzelne zu dem Ei, andere behalten ihre bisherige Grösse und bilden nachher Follikelepithelzellen.

Die Hauptsache der Waldeyer'schen Forschungsresultate ist die, dass er einzelne vergrösserte Zellen noch im Keimepithel gesehen hat; er nannte diese Zellen Primordialeier. Nach diesen Untersuchungen ist W. zur Ueberzeugung gekommen, dass die erste Entwickelung des Eies nicht in den Schläuchen, nicht im Stroma des Eierstockes, sondern im Keimepithel selbst zu suchen

ist. Die Pflüger'schen Schläuche haben nach ihm nur eine secundäre Bedeutung für die Entwickelung des Eies und des Eiepithels, weil die Mehrzahl der Follikel sich noch früher entwickeln, als zur Zeit der Entwicklung der Schläuche, und zwar stets in der Art, dass das Epithel einerseits und das valcularisirte Stroma anderseits einander entgegen wachsen.

Nachdem ich die Ansichten, welche über die Entstehung des Primordialeies und der Primordialfollikel bei den verschiedenen Thierklassen herrschen, kurz erwähnt habe, gehe ich zur speciellen Literatur über die Entwickelung des Eies bei den Batrachiern und Knochenfischen über. Die Mehrzahl der frühesten Beobachtungen bezog sich auf die Entwickelung des Eies und seiner Bestandtheile beim erwachsenen Thiere; nur einige Autoren haben ihre Forschung bis in die Periode der Larvenmetamorphose verfolgt. So finden wir z. B. schon bei v. Wittich (17) einige Angaben darüber; S. 148 und 150 sagt er: „Die leistenförmigen embryonalen Anlagen der Geschlechtsdrüsen aller Batrachier sind in beiden Geschlechtern vollkommen gleich, sie bestehen aus ziemlich grossen kernhaltigen und feingekörnten Zellen. Diese Zellen gruppiren sich in der Form eines Cylinders, in dessen Lumen sich die neuen kernhaltigen Zellen schnell entwickeln. Diese Zellen zeigen oft eine täuschende Aehnlichkeit mit jungen Eiern." Ausserdem finden wir bei ihm einige Angaben über die Follikelbildung. Nach ihm entwickelt sich aus dem Kern der erwähnten grossen Zelle das Keimbläschen, welches von einer hyalinen Masse umgeben wird, aus den die grosse Zelle umgebenden Zellen das Follikelepithel und aus anderen Zellen die bindegewebigen Bestandtheile des Follikels. Bei älteren Autoren finden wir nur sehr unvollkommene Beschreibungen über den Bau des Eierstockes und des Eies; ich werde derselben an anderer Stelle erwähnen, hier will ich vorerst zu den Untersuchungen von Waldeyer (l. c.) und Götte (l. c.) übergehen. Waldeyer hat die Eierstöcke von erwachsenen rana temporaria und rana esculenta untersucht. Nach Silberbehandlung der Eierstöcke hat er an der Oberfläche einzelne Inseln eigenthümlicher Zellen gesehen, welche unter dem Peritonealendothel gelegen waren. Diese Zelleninseln zogen sich von Strecke zu Strecke zwischen ausgebildeten Eiern hin; Waldeyer nimmt diese Inseln für Valentin-Pflüger'sche Schläuche, welche grosse Zellen mit grossen Kernen enthalten (Eizellen). Ueber diese Zellen

sagt er: „Zu bemerken ist hier, dass Kerntheilung in diesen grossen Zellen sehr häufig mit grösster Deutlichkeit zu sehen ist, so dass ich bestimmt hier eine Theilung der Kerne von Eizellen annehmen darf." — Andere Zellen bleiben nach ihm klein und haben ein blasses Aussehen, so dass sie zwischen den grossen, dunkel gekörnten Zellen nur sehr schwer wahrnehmbar sind. Was die Primordialfollikelbildung betrifft, so sagt er darüber: „Bald wachsen zarte, bindegewebige Fortsätze zwischen die einzelnen Eier eines Schlauches hinein und umschliessen je eines derselben sammt einer Anzahl der zarten platten Zellen, und so entstehen die kleinen Primordialfollikel des Froschovariums, also ganz in derselben Weise wie bei den Säugethieren und Vögeln."

Das weitere Wachsthum des Follikelinhalts soll durch directe Ablagerung von Seiten des Follikelepithels stattfinden. „Das Protoplasma der Follikelepithelzellen ist vollkommen membranlos und geht unmittelbar in die Schicht kleinster Elementargranulationen über, welche am meisten peripherisch gelagert ist." Ueber den Dotterkern konnte er nichts Bestimmtes sagen. Eine Dotterhaut entwickelt sich erst bei den ziemlich ausgewachsenen Follikeln; dieselbe erscheint bei starken Vergrösserungen feinstreifig, und zwar in radiärer Richtung. Aehnliche Verhältnisse fand W. auch bei einigen Tritonenarten (Triton taeniatus, Trit. igneus). Die neuesten Beobachtungen von Goette (l. c.) über die erste Anlage der Geschlechtsorgane und über die Eientwickelung beim Bombinator igneus haben denselben zu eigenthümlichen Ansichten, insbesondere über die Eientstehung, geführt: „dass nämlich das befruchtungsfähige Ei des Bombinator igneus weder im Ganzen noch zum Theil, weder nach der Entstehung noch nach der fertigen Erscheinung eine Zelle, sondern bloss eine wesentlich homogene, in eine äusserlich ausgebildete Höhle eingeschlossene organische Masse ist." Nach ihm ist das Ei eine unorganisirte protoplasmatische Masse und entsteht es nicht aus einer Zelle, sondern durch Verschmelzung mehrerer Zellen. Der Dotter des Ei's, meint er, entstehe durch Absonderung Seitens der Wand des Eifollikels. Weiter sagt er über die Anlage der Geschlechtsdrüsen: die erste Anlage der Geschlechtsdrüse fange auf den beiden Seiten der Gekröswurzel in der Ecke zwischen den Nieren und dem Gekröse an und bilde jederseits eine Längsleiste, welche bei Betrachtung mit blossem Auge oder mit der Loupe sich in Form eines

feinen Fädchens zeige. „Jenes Fädchen erscheint als eine aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte, von der die Bauchhöhle auskleidenden Zellenschicht ausgehende Leiste, welche bald einen rundlichen oder kolbigen Durchschnitt zeigt, bald seitlich zusammengedrückt ist.“ Ueber die Bildung dieser Leiste sagt er: „Doch lässt sich die ganze Leiste leicht auf eine einfache Verdickung der Zellenschicht der Urogenitalfalte, also auf eine durchaus einheitliche Anlage zurückführen und zeigt sich auch fernerhin kein Unterschied in der Entwickelung ihrer peripherischen und centralen Elemente.“ — Weitere Vorgänge in der Geschlechtsdrüse beschreibt er in folgender Weise: „in der vorderen stärkeren Hälfte der Leiste entstehen einzelne stärkere Anschwellungen. Die Anschwellungen sind durch Folgendes bedingt: Die peripherischen Zellen des Ovariums verbinden sich inniger unter einander und werden flach, wahrscheinlich in Folge der Ausdehnung, welche sie bei der Anschwellung des Organs erleiden. An den entsprechenden centralen Zellen dagegen verschmelzen die Protoplasmaleiber zu einer einzigen Masse, welche durch eine hinzutretende klare Flüssigkeit sich zusehends vergrössert und in deren Mitte die freigewordenen Kerne zusammentreten. — Durch diese Vorgänge ist an der Bauchseite des Organs ein Follikel entstanden, welcher von einer Lage platter Zellen umschlossen, mit klarer Flüssigkeit angefüllt ist und in seinem Centrum einen Haufen zusammengedrängter Zellenkerne enthält. Die einkernigen Follikel sind älter als die vielkernigen, denn sie sind grösser und ihre äussere Zellenkapsel ist noch mehr verdünnt als bei den anderen. Die einkernigen Follikel entstehen aus den vielkernigen durch Verschmelzung der Kerne.“ Also betrachtet Goette die Keimbläschen des Eies als verschmolzene Kerne der Zellen, und die Keimflecke als verschmolzene Kernkörperchen. Zu den wesentlichen Momenten der ferneren Entwickelung der Geschlechtsdrüsen, insbesondere des Eierstocks, bis nach der Larvenmetamorphose zählt Goette folgendes:

1. Die Vermehrung und das Wachsthum der Follikel.
2. Die Entwickelung eines Bindegewebsgerüstes.

Beides zusammen ergiebt die grosse Zunahme des ganzen Organs.

Neuestens hat A. Brandt (19) einige Beobachtungen über die Ovarien von rana temporaria angestellt. In den dünnen Ova-

rialwandungen erwachsener Frösche hat er kleine Inseln gesehen, bestehend aus runden granulirten Zellen von verschiedener Grösse.

Die Kerne dieser Elemente, sagt Brandt (l. c.), sind verhältnissmässig gross und amöboid sternförmig; zwischen den Zellen befindet sich eine körnige Intercellularsubstanz, welche besonders um einzelne vergrösserte Zellen angehäuft ist. In diesen Zellen erblickt er die jüngsten Eianlagen und sagt weiter über dieselben: „Die eben angeführten Befunde dürften uns zur älteren Ansicht über die Entwickelung des Batrachiereies durch Umlagerung von Keimbläschen als primärer Eizellen mit Dottersubstanz zurückführen.“ Seite 584 sagt er: „Bloss an einer Stelle der ovarialen Auskleidung fand sich eine vereinzelte länglich-runde Insel, die aus hellen, mit einem amöboiden Kern versehenen Elementen bestand, welche zum Theil recht regelmässig rund waren und durch Spuren einer Intercellularsubstanz verkittet erschienen.“

Zuerst hat er diese Inseln für Valentin'sche Schläuche gehalten, giebt jedoch später diese Ansicht wieder auf, indem er sagt: „Nach weiteren ähnlichen Zelleninseln habe ich später vergebens gesucht.“ Die von ihm gesehenen Schläuche waren immer vom Endothel des Peritoneums bedeckt und die Schläuche, welche Waldeyer als von Endothelzellen nicht bedeckt gefunden hatte, erklärt Brandt als künstliche Produkte, weil das Endothel beim Präpariren sich sehr leicht ablöste. Desgleichen läugnet er die Waldeyer'schen Befunde über die Theilung des Kerns der Primordialeier.

Ferner ist hier noch die Arbeit von Spengel (19) „Das Urogenitalsystem der Amphibien“ zu erwähnen. Bei Coecilien hat Spengel an Stelle des platten Peritonealepithels ein hohes Zellenlager gefunden, in dem sich eine Anzahl von Zellen erkennen liess, welche vollständig mit den von Waldeyer beim Hühnchen und von Semper im Keimepithel der Plagiostomen beschriebenen „Primordialeiern oder Ureiern“ übereinstimmen. Ob das Urei durch Verschmelzung mehrerer Zellen (wie es nach Goette bei den Unken geschehen soll) oder einfach durch Auswachsen einer Zelle gebildet wird, entscheidet Spengel nicht. Bei den Urodelen fand er, dass die äussere Oberfläche des Eierstockes vom Peritonealepithel überzogen sei, welch letzteres stellenweise auch bei den erwachsenen Thieren den Charakter des Keimepithels beibehält und zum Ersatze der verbrauchten Eier dient. Der Dotter um-

schliesst nach ihm ein verhältnissmässig grosses Keimbläschen, an dem er keine Membran beobachten konnte. Ueber die Eierstöcke der Anuren konnte er nichts sagen, als was schon durch die früheren Forscher bekannt geworden ist. Das Bidder'sche Organ betrachtet er als „Zuwachsorgan" für Hoden und Eierstöcke.

Aus diesem kurzen literarischen Ueberblick ersehen wir, welche Lücken und Widersprüche bezüglich der Entwicklung und der morphologischen Bedeutung des Batrachiereies noch existiren.

Denn es behauptet: 1. Waldeyer, dass die Entwickelung des Eies bei den Amphibien auf dieselbe Art geschehe, wie bei den höheren Wirbelthieren (das Ei soll eine modificirte Epithelzelle sein).

2. Goette: Das Ei werde gebildet durch eine Verschmelzung vieler Zellen zu einer unorganisirten protoplasmatischen Masse: die Kerne dieser verschmolzenen Zellen verwandelten sich in Keimbläschen und die Kernkörperchen in Keimflecke. Spengel hat bezüglich der Existenz des Keimepithels bei den geschwänzten Batrachiern und Anuren und der Entwickelung des Primordialeies die Ansicht Waldeyer's bestätigt. Weiter aber behauptet

3. Brandt die Entwickelung des Primordialeies aus den Epithelinseln auf der Oberfläche des Froschovariums; doch unterscheidet sich seine mehr den älteren Autoren sich nähernde Ansicht über das Ei selbst von der der neueren Forscher, wenn er sagt, das Keimbläschen sei eine Zelle, um welche herum später der Dotter sich lagert.

Die Pflüger'schen Schläuche, welche Waldeyer beim Eierstock der Batrachier gefunden hat, läugnen Goette und Brandt.

Ich gehe nunmehr zu meinen eigenen Untersuchungen über: Bei den Batrachiern habe ich die Entwickelung des Eierstockes und Eies von der ersten Periode der Larvenmetamorphose an, bei den Knochenfischen dagegen nur die Entwickelung des Eies bei erwachsenen Thieren verfolgt.

Zur Untersuchung des Eierstockes und des Eies habe ich Exemplare von Larven von rana temporaria und esculenta, Bufo cinereus und ganz junge Individuen von Bufo variabilis, ausserdem von Urodelen, sowohl solche in der Periode der Larvenmetamorphose als auch erwachsene Triton cristatus, taeniatus und einige erwachsene Exemplare von Salamandra aquatica und S. maculosa genommen.

Bei der Untersuchung mit der Loupe stellen sich nach Ab-

trennung des Darmcanals die Geschlechtsdrüsen der Froschlarven in Form zweier Fädchen dar, welche in der Ecke zwischen den Wolff'schen Körpern und dem Gekröse liegen.

Bei denjenigen Larven, welche 1 — 2 cm Länge erreicht haben, erscheinen die Geschlechtsdrüsen bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge in Gestalt kaum erkennbarer weisser Fäden, welche am vordern Ende dicker sind und sich nach hinten zu allmählich verdünnen. Die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen vollzieht sich in einer der frühesten Perioden der Larvenmetamorphose in der Weise, dass sich das cylindrische Epithel, welches die innere Oberfläche des Wolff'schen Körpers bedeckt, verdickt und dass sich an dieser Stelle eine Leiste bildet, welche von dem vordern bis zum hinteren Ende des Wolff'schen Körpers reicht, wie es Goette beim Bombinator igneus gezeigt hat.

In dieser Entwickelungsperiode ist nach Schenk (29) die ganze Pleuroperitonealspalte mit Cylinderepithel überzogen, welches aus dem gespaltenen Seitentheile des ursprünglichen mittleren Keimblattes hervorgeht und welches zur Bildung des späteren Peritonealepithels dient.

Die Schenk'schen Beobachtungen beim Hühnchen wurden später von Goette bei den Batrachiern bestätigt. Nach diesen beiden Autoren verschwinden die cylindrischen Zellen sehr bald und treten dann platte Zellen an ihre Stelle. Nur ein Theil des cylindrischen Epithels verbleibt in der Ecke, welche der Remak'schen mittleren Platte entspricht und zur Entwickelung des Wolff'schen Körpers und der Geschlechtsdrüse dient.

Es fragt sich nun vor allem, was das Verhältniss der epithelartigen Zellen, aus denen die Eier entstehen und welche die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen bilden, kurz, der Keimepithelzellen Waldeyer's, zu den später auftretenden, ganz abgeplatteten, sogen. Endothelzellen des Peritoneums sei. Sind beiderlei Zellenformen aus derselben embryonalen Anlage hervorgegangen, also morphologisch gleichwerthig, bilden also sowohl die Flimmerzellennester der Froschbauchhöhle, als auch die Keimepithelien des Vertebraten-Ovariums überhaupt, keine besonderen epithelialen Zellen, sondern sind sie aus den übrigen Peritoneal-Endothel-Zellen durch einfache Formveränderungen hervorgegangen, oder sind sie ächte epitheliale Gebilde und wohl zu unterscheiden von den endothelialen Zellen der Serosa?

Zunächst muss daran festgehalten werden, dass aus allen drei Keimblättern ächte Epithelzellen hervorgehen können, wie eben die Abstammung der Urogenitalepithelien aus dem Mesoblasten zeigt. Demnach dürfte wohl die erste Auskleidung der primitiven serösen Spalte als eine epitheliale aufgefasst werden; die Zellen zeigen auch in einer frühen Entwickelungsperiode eine kurz-cylindrische Form. Später bleibt diese nur an bestimmten Stellen erhalten, z. B. auf den Anlagen der Geschlechtsdrüsen; im übrigen serösen Raume sieht man bald die abgeplatteten sogen. Endothelzellen auftreten. Bei den weiblichen Fröschen erhalten sich ausserdem noch die bekannten Flimmerepithelinseln.

Nach meinen Untersuchungen des Peritoneums weiblicher Frösche ordnen sich diese Flimmerepithelinseln der Art, dass sie, von der Linea alba angefangen, weit von einander entfernt liegen und dann allmählich in der Richtung gegen die Eierstöcke zu sich einander nähern und grösser werden. Die Grenze zwischen Endothel- und Epithelzellen habe ich immer deutlich wahrgenommen, wesswegen ich gegen die Ansicht Neumann's (32) mich aussprechen muss, der einen unmittelbaren Uebergang zwischen Endothel- und Epithelzellen behauptet.

Niemand wird die Schwierigkeit verkennen, die es haben muss, durch directe Beobachtung zu entscheiden, ob die Flimmerzellen persistirende Reste des ursprünglichen Epithels sind, und ob die platten Zellen zwischen ihnen sich als neugebildete erweisen, die, bei dem Wachsthume der Bauchhöhle, zwischen die nicht gleichen Schritt haltenden ursprünglichen Epithelzellen vom unterliegenden Bindegewebe her eingeschoben wären. Diese Annahme wird hypothetisch von Waldeyer vertreten. Will man dieselbe nicht gelten lassen, so sind alle Zellen der Peritonealbekleidung als gleichwerthig, dann aber als ächte Epithelzellen anzusehen. Wir kämen damit auf eine Hypothese Pflüger's, vgl. dessen Werk: „Eierstock" zurück.

Auf Querschnitten der fadenförmigen Körper — Geschlechtsdrüsen — (Leisten von Goette) sehen wir zwei Schichten von Zellen, welche scharf von einander abgegrenzt sind. Diese Zellen lassen sich gut unterscheiden nach Behandlung mit Ueberosmiumsäure oder besser noch nach Doppelfärbung mit Eosin und Haematoxylin. Die Zellen der Oberflächenschicht färben sich durch

Eosin stärker als die unterliegende Schicht, deren Zellen dagegen von Haematoxylin stärker gefärbt erscheinen.

Die Zellen der oberflächlichen Lage sind grösser als die Zellen der unterliegenden; ihre Grösse bewegt sich zwischen 0,0139 — 0,0186 mm. Sie lagern sich in 2 oder 3 Schichten über einander, zeigen sich als ovale oder cubische Zellen, haben einen grossen Kern und sehr schmale körnige Protoplasmahüllen und lagern so dicht neben einander, dass sie beim ersten Anblick gleichsam wie Kerne in einer diffusen Protoplasmamasse sich darstellen.

Im frischen Zustande erscheinen sie bei Untersuchung mit $^3/_4$ % Kochsalzlösung, Eiweiss oder Serumalbumin, ebenso nach 12stündiger Behandlung mit 1 % Ueberosmiumsäure als ovale oder cubische Zellen mit einem grossen, scharf conturirten Kern mit vielen Kernkörperchen, deren Protoplasma fein granulirt ist.

Unter diesen Zellen treten immer einige als grössere und schärfer conturirte Elemente hervor; diese haben einen grossen, deutlich begrenzten Kern mit kleinen Kernkörperchen, ihr Protoplasma färbt sich durch Eosin orangeroth und intensiver als das der umgebenden Zellen. Die Grösse dieser Elemente beträgt 0,0136 — 0,0279 mm. Nach Isolirung derselben im frischen Zustande in $^3/_4$% Kochsalzlösung oder in 1% Ueberosmiumsäure zeigt sich die Protoplasmamasse reichlicher und grobkörniger als bei den kleineren Zellen; doch ist das Protoplasma auch der grösseren Zellen bald in dickerer, bald in dünnerer Schicht um den Kern gelagert.

Die Zellen der tieferen Lage sind kleiner und von runder oder ovaler Form und messen 0,0093 — 0,0139 mm. Sie bilden neben einander liegende Züge; auf den Querschnitten der Leiste zeigen sich diese Züge horizontal gelagert, die Zellen der oberflächlichen Schicht lagern sich dagegen der Längsaxe nach perpendiculär zu der Oberfläche der erwähnten Züge. Aus den Zellen der oberflächlichen Schicht entwickeln sich später die Eier und Eifollikel, sie sind also das Keimepithel; die Zellen der unterliegenden Schicht dienen zur Entwickelung des Eierstocksstroma bezw. der bindegewebigen Bestandtheile des Eierstockes.

Die oben erwähnten grossen Zellen, welche zwischen dem Keimepithel liegen, halte ich für die primären Eier (Waldeyer's Primordialeier). In den Leisten von Larven, bei welchen die hinteren Extremitäten noch gar nicht zu sehen sind, sind die Pri-

mordialeier in geringerer Menge vorhanden, so dass es leicht ist sie zu zählen; bei denjenigen Larven dagegen, deren hintere Extremitäten schon entwickelt sind, sieht man in der Leiste zwischen den Keimepithelzellen häufig die Primordialeier in grösserer Anzahl. Einzelne davon haben eine Grösse von 0,0279 mm erreicht, enthalten einen Kern von 0,0093 — 0,0139 mm und sind von leicht abgeplatteten Epithelzellen umgeben; durch eigenes Wachsthum einerseits und durch Wachsthum der unterliegenden Stromazellen andererseits trennen sie sich von dem umgebenden Keimepithel ab, das ist die erste Periode der Eifollikelbildung. In dieser Periode sehen wir, dass die unter dem Keimepithel liegende bindegewebige Schicht noch neben einander liegende runde und ovale Zellen enthält, zwischen welchen Fasern und Blutcapillaren sich befinden.

Die Geschlechtsdrüsen der Larven von rana temporaria, r. esculenta, Bufo cinereus kann man demnach in folgender Weise charakterisiren:

1. Der innere Theil derselben, d. h. das Stroma, besteht aus jungen Bindegewebszellen, zwischen welchen sich Blutcapillaren befinden;

2. der äussere Theil besteht aus Keimepithelzellen, zwischen welchen primäre Eier sichtbar sind (Primordialeier Waldeyer, Ureier Pflüger).

Als bildliche Darstellung dieser Periode zeigt Fig. 1 einen Querschnitt der Geschlechtsdrüse einer Larve von rana esculenta, welche vorher im Ammonium bichromicum erhärtet und mit Haematoxylin und ammoniakalischer Lösung von Eosin gefärbt worden war.

Endlich will ich noch bemerken, dass die scharfe Grenze zwischen der Keimepithelschicht und dem Bindegewebe nur in den frühesten Perioden der Geschlechtsdrüsen besteht; nach weiterer Entwickelung durch Wachsthum des Keimepithels einerseits und des bindegewebigen Stroma andererseits und Bildung der Primordialfollikel verliert sich diese Grenze insofern, als beiderlei Bestandtheile einander zu durchwachsen beginnen.

Ich konnte mich der Ansicht Goette's nicht anschliessen, nach welcher die Ovarialanlage nur aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt sein soll; bei den Froschlarven existiren vielmehr stets zweierlei Zellschichten (Keimepithel und Bindegewebszellen), welche, wie oben erwähnt, scharf von einander abgegrenzt sind. Es ist

also die Geschlechtsdrüsenanlage der Batrachier in derselben Weise gebaut, wie bei den höheren Wirbelthieren.

Fernere Vorgänge, welche zur weiteren Entwickelung und Vergrösserung des Eierstockes führen, bestehen darin, dass an einzelnen Stellen der Anlage sich vergrösserte Eifollikel und eine Vermehrung des Bindegewebes zeigen. Durch schnelles Wachsthum der Eifollikel einerseits und ungleichmässiges Wachsthum des Bindegewebes andererseits bilden sich breitere und schmalere Stellen in der Geschlechtsdrüse. Bei Untersuchung der Querschnitte aus den breiteren Stellen kann man in denselben einen Spaltraum constatiren. Es ist dies die Periode des Uebergangs der Geschlechtsdrüsenanlage in das definitive Ovarium, welches sich beim erwachsenen Individuum bekanntlich in Form zweier dünnwandiger gefalteter Säcke vorfindet.

Bezüglich der histologischen Struktur der ausgebildeten Ovarien ist zu bemerken, dass man auf Querschnitten die jungen, ovalen oder spindelförmigen Bindegewebszellen sieht, zwischen welchen Bindegewebsfasern erscheinen. Diese Zellen erstrecken sich bis an die Oberfläche des Eierstockes und bilden dort die endotheliale Bekleidung derselben. Sie ordnen sich wie zwischen den Primordialeiern, so auch zwischen den etwas grösseren Eifollikeln an.

Was das Keimepithel anbetrifft, so ist zu bemerken, dass es sich auf der Oberfläche des Eierstockes in Form einzelner kleiner Inseln stets erhält, welche zwischen den Endothelzellen gelagert sind.

Diese inselförmige Anordnung des Keimepithels auf der Oberfläche des Ovariums ist, wie bemerkt, wohl in derselben Weise zu erklären, wie die insuläre Anordnung des Flimmerepithels in der Bauchhöhle der weiblichen Frösche überhaupt, wobei wir indessen die Schwierigkeiten nicht verkennen wollen, die sich daraus ergeben, dass nur die weiblichen Frösche diese epithelialen Reste zeigen, und dass nach den Angaben E. Neumann's (s. dieses Arch. Bd. 11) bei jungen Thieren beiderlei Geschlechtes die Peritonealhöhle von einer und derselben Zellenform, flimmerlosen platten Zellen, ausgekleidet ist. Uebrigens muss hervorgehoben werden, dass dort, wo das Wachsthum der Ovarial-Anlage schneller vor sich geht, d. h. auf dem ventralen Theile, sehr selten kleine Keimepithelinseln angetroffen werden, solche dagegen häufig

auf dem lateralen Theile, und am häufigsten zu beiden Seiten des Mesovarialansatzes sich vorfinden.

Auf Querschnitten von Eierstöcken, welche $^1/_2$ mm erreicht haben, sieht man schon viele Spalträume. Das Keimepithel dieser Eierstöcke hat die Form von ovalen oder cylindrischen Zellen von 0,0139 — 0,0166 mm Länge und 0,0093 mm Breite; diese Zellen lagern sich perpendiculär zur Oberfläche des Eierstockes. Bei der Untersuchung derselben in frischem Zustande in Kochsalzlösung ($^3/_4$ %) zeigen sie die schon früher angegebenen Eigenschaften. Man kann diese Keimepithelzellen auf Querschnitten wahrnehmen, besonders auf dem lateralen Theile und neben dem Mesovarium. Von Strecke zu Strecke drängt sich das Keimepithel zwischen die benachbarten Eifollikel in das Stroma hinein. Unter den oberflächlichen Keimepithelzellen und den in das Stroma eingedrungenen Epithelzellen sieht man einzelne vergrösserte Zellen mit einem grossen Kern und mehreren Kernkörperchen. Diese grossen Zellen halte ich für die Primordialeier. Die in das Stroma vordringenden Epithelwucherungen dürften wohl anstandslos den Valentin-Pflüger'schen Schläuchen verglichen werden.

Fig. 2 und 3 geben Querschnitte des Frosch-Eierstockes aus dieser Entwickelungsperiode; die Keimepithelzellen lagern sich neben einander und einige von ihnen dringen auch in das Stroma hinein und bilden dort schlauchförmige Gruppen; sowohl in den Schläuchen als auch in dem Keimepithel sieht man die Primordialeier, deren einige mit den sie umgebenden Epithelzellen in das Stroma eingedrungen erscheinen. — Diese Entwickelungsperiode des Eierstocks erlaubt auch die verschiedenen Stadien der Entwickelung des Eifollikels zu studiren. Waldeyer hat ebenfalls bei erwachsenen Fröschen die verschiedenen Stadien der Eifollikelbildung gefunden, und auch Goette findet als günstigste Untersuchungsobjecte für diese Zwecke die Eierstöcke der erwachsenen Frösche.

Die Eifollikelbildung vollzieht sich dadurch, dass einzelne Primordialeier zu einer Grösse von 0,0166 — 0,0232 mm anwachsen, wobei ihr Kern unverhältnissmässig gross (0,0139 mm) im Vergleich zum Protoplasma ist; die daneben liegenden Epithelzellen ordnen sich dann regelmässig um das primordiale Ei herum, und geschieht dasselbe im Keimepithel wie auch in den Schläuchen. Einzelne der so von Epithelzellen umgebenen Primordialeier dringen theilweise in die Stroma hinein in der Art, dass die Epithelzellen,

welche um das Primordialei herum gelagert sind, noch mit den benachbarten Epithelzellen in Verbindung stehen. Zur selben Zeit zeigen sich auch Bindegewebszellen zwischen den Epithelzellen der Pflüger'schen Schläuche, welche die jungen Follikel von einander abgrenzen und deren bindegewebige Wandschicht bilden.

Weiterhin findet man dann schon etwas vergrösserte und mehr ausgebildete Eifollikel; die bindegewebige Follikelwand ist schon etwas umfangreicher und mit polygonalen Epithelzellen ausgekleidet; auch das Primordialei ist vergrössert (0,0279 mm) und sein Kern stellt sich schon als Keimbläschen in der Grösse von 0,0166 mm dar; das Protoplasma desselben ist fein granulirt, das Keimbläschen enthält eine körnige Masse von hellerer Farbe als das Protoplasma des Eies selbst; ganz kleine Keimflecke ordnen sich an der Innenfläche der Keimbläschen-Wand.

Auf Fig. 2 sieht man das erste Stadium der Entwickelungsperiode der Eifollikel; spätere Follikelepithelzellen, welche das Primordialei umgeben, liegen nach oben hin dem Keimepithel nahe, nach unten sind sie durch spindelförmige Bindegewebszellen abgegrenzt.

Auf Fig. 3 ist das Keimepithel in das unter ihm liegende Stroma hineingewachsen und hat dadurch Pflüger'sche Schläuche gebildet. Man sieht sowohl an der Peripherie im Keimepithellager, so wie auch im Innern der Schläuche die Anfänge der Follikelbildung, wie sie vorhin geschildert wurden.

Wenn wir die Entwickelung des Primordialeies und des Follikelepithels aus dem Keimepithel betrachten, so drängt sich die Frage auf, ob die Eifollikelbildung von der ersten bis zur letzten Stufe in regelmässiger Reihenfolge von der Peripherie zum Centrum des Ovariums vorschreite. Wir sehen indessen an Querschnitten der Ovarien die Eifollikel in verschiedener Grösse ganz unregelmässig, bald unmittelbar unter dem Keimepithel, bald zwischen den benachbarten Pflüger'schen Schläuchen oder auch weiter gegen das Centrum hin gelagert.

Die Unregelmässigkeit der Lagerung können wir uns nur dann erklären, wenn wir uns an die oben gegebene Beschreibung der Entwickelung der Eifollikel aus dem Keimepithel erinnern, nämlich dass bei diesem Entwickelungsprocess das Keimepithel einerseits und das Bindegewebe andererseits wächst, wobei durch schnelleres Wachsthum des Bindegewebes und durch progressive

Vergrösserung der einzelnen Eifollikel auch die Vergrösserung des Eierstockes und die Erweiterung der Eierstockshöhle bedingt wird.

Durch dieses beiderseitige aber ungleichmässige Wachsen werden die oberflächlichen Keimepithelinseln und die Pflüger'schen Schläuche gebildet und die Zellen dieser beiden Formationen dienen ihrerseits wieder zur Entwickelung neuer Eier. Bei dem weiteren Wachsthum der Eierstöcke entfernen sich die Eibildungscentra nach verschiedener Richtung von einander; auch der Bildungsprocess der Primordialeier und der Eifollikel ist ungleichmässig, wodurch die ungleichmässige Form der Eierstöcke beim Batrachier, welche bald Falten, bald Erweiterungen aufweisen, bedingt wird und zugleich Follikel der verschiedensten Grösse neben einander zu liegen kommen.

Präparate von Eierstöcken erwachsener Frösche mit Silberlösung ($^1/_4$ %) behandelt, liessen ebenfalls die Keimepithel-Inseln der Oberfläche erkennen. Man sah, dass stellenweise zwischen den Endothelzellen einzelne Gruppen von eigenthümlichen Zellen gelagert waren; dieselben zeigten ein körniges Protoplasma und grössere oder kleinere Kerne; sie sind bald von runder, bald von polygonaler Form und es liegen zwischen ihnen einzelne Zellen, welche nach ihrer Grösse, der Grösse des Kerns und der Reichhaltigkeit an Protoplasma sich von den umgebenden Zellen unterscheiden. Die Conturen dieser eigenthümlichen Zellen und ihre Abgrenzung von den benachbarten Endothelzellen sind immer deutlich zu sehen. Eine Darstellung dieser besonderen Verhältnisse gibt Fig. 6.

Die Gruppen der ebengenannten Zellen betrachte ich als Keimepithelinseln, in welchen die vergrösserten Zellen als Primordialeier erscheinen. Die Grösse der Inseln beträgt 0,093 — 0,186 mm, die Grösse der Zellen 0,0139 — 0,0232 mm. Stellenweise kann man diese Epithelialzellen unter dem Endothel, also von ihm bedeckt, liegen sehen. Sie bilden dort bald tiefgehende und breite, bald kleinere Gruppen, welche zuweilen mit dem oberflächlichen Keimepithel in Verbindung stehen. Ich betrachte diese Gruppen als Pflüger'sche Schläuche, in welchen man übrigens auch vergrösserte Zellen (Primordialeier) und die Entwickelung der Eifollikel in der schon beschriebenen Weise sehen kann.

Diese Pflüger'schen Schläuche befinden sich am häufigsten in den oberflächlichsten Schichten auf der lateralen Fläche des

Ovariums, besonders neben dem Mesovarium; doch kann man sie auch in den tiefsten Schichten des Stroma, zwischen den grossen Eifollikeln sehen. Die tiefe Lagerung derselben wird erklärlich, wenn wir uns an die früheste Periode der Entwickelung der Eierstöcke erinnern.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung des feineren Baues der Eierstockfollikel über und sehen wir dabei, worin der Unterschied zwischen jungen und mehr entwickelten Eifollikeln besteht. Die Primordialfollikel bestehen aus einer bindegewebigen sackartigen Haut, deren innere Oberfläche mit Follikelepithel ausgekleidet ist.

Der Inhalt der Primordialfollikel ist eine Zelle mit grossem Kern (0,0325 mm), das sogenannte Primordialei; die Grenze zwischen demselben und dem Eifollikelepithel kann man nur bei starken Vergrösserungen (S. No. 8 — 9 Hartnack) bemerken, wobei auch eigenthümliche matt glänzende Körnchen, sowohl in dem Protoplasma des Follikelepithels als auch auf der Peripherie des Primordialeies, sichtbar werden. In den etwas grösseren Eifollikeln sehen wir das Primordialei schon weiter vergrössert und das Follikelepithel abgeplattet; der Kern und die Kernkörperchen des Primordialeies sind in dieser Periode schon in Keimbläschen und Keimflecke umgewandelt. In dem peripherischen Theil des Eies sieht man bereits mehrere mattglänzende Körnchen, sogenannte Dotterkörnchen, und ausserdem einen Dotterkern, welcher aus einer Anhäufung der letztgenannten Körnchen (kleineren und grösseren) besteht; die Eifollikel mittlerer Grösse haben einen complicirten Bau. Hier bemerken wir ausser den obigen Bestandtheilen noch eine Dottersubstanz, welche zwischen dem Follikelepithel und dem Ei gelagert ist. Sie lässt sich nach Behandlung mit Ueberosmiumsäure oder Ammonium bichromicum, aber auch im frischen Zustande deutlich unterscheiden. In letzterem Zustande untersucht, zeigt diese Dottersubstanz sich dunkler als das Eiprotoplasma; bei eingehender Betrachtung findet man sie bestehend aus ganz feinen Körnchen, welche lineal nach radiärer Richtung neben einander gelagert sind. Diese Art der Lagerung ist nach Behandlung mit Ueberosmiumsäure und besonders nach Erhärtung im Ammonium bichromicum und Färbung mit ammoniakalischer Lösung von Eosin gut zu erkennen. Die Dicke dieser Schicht beträgt 0,0232 — 0,0325 mm[1]. Bei einigen Eifollikeln ist die Ab-

1) Seit Purkyne, Baer und Wagner galt die Meinung, dass der



grenzung der Schicht nicht so deutlich zu sehen, besonders bei etwas grösseren Follikeln (0,465), in welchen Dotterschicht und Protoplasma eine vereinigte Masse bilden.

In allen diesen Eifollikeln ist der Inhalt farblos. Betrachten wir noch grössere Eifollikel, so sehen wir die Anhäufung kleinerer und grösserer Körner gleich unter der Dotterhaut, welche auf dem Eifollikelepithel liegt, indem sie dort eine sogenannte Körnerschicht bilden; später tritt auch eine Anhäufung von Pigmentkörnchen hinzu.

Eine eingehendere Untersuchung der grösseren Eifollikel ergibt nun noch folgendes: Die bindegewebige Wand der Follikel, tunica propria folliculi, besteht aus jungen Bindegewebszellen und enthält ein reichliches Capillarnetz, welches mit den im Stroma liegenden Blutgefässen zusammenhängt. Was das Follikelepithel anbetrifft, so finden wir schon bei Cramer (33) einige Angaben darüber. Nach ihm befindet sich im Eierstocksei eine ausserhalb des Dotters liegende Epithelschicht. Eine ausführliche Beschreibung derselben besitzen wir von Waldeyer (l. c.). Derselbe bezeichnet die Follikelepithelien als polygonale, abgeplattete Zellen mit grossem Kern; — „das Protoplasma der Follikelepithelzellen ist vollkommen membranlos und geht unmittelbar in die Schicht kleinster Elementargranulationen über, welche am meisten peripherisch gelagert ist.“ Auf gut erhärteten Präparaten (mit Ammonium bichromicum oder nach Behandlung mit Osmiumsäure) konnte ich immer die Grenze des Eifollikelepithels deutlich unterscheiden.

Wenn man die Follikelepithelzellen isolirt, so bemerkt man in ihrem Protoplasma matt glänzende Körnchen, über welche wir schon beim Follikelepithel des Primordialeies gesprochen haben. Auf den Querschnitten des Eifollikels zeigt sich der Kern des Epithels in ovaler Form; seine Grösse beträgt 0,0033 — 0,012 mm; die Grösse der Follikelepithelzellen 0,0232 — 0,0325 mm.

Ueber die Entstehung des Eifollikelinhalts (Dotters) herrschen sehr verschiedene Ansichten. Einige Autoren: Baer (l. c.), Cramer (l. c.), Carus (34), Leuckart (35), Thomson (36) u. A. behaupten,

---

ganze körnige Eifollikelinhalt den Eidotter darstelle (Vitellus). Erst in der neuesten Zeit hat His das ursprüngliche Protoplasma des Eies selbst als Hauptdotter von den übrigen Dotterelementen, dem sog. Nebendotter, strenge unterschieden.

der Dotter entwickele sich aus dem Dotterkern. Ludwig (l. c.) meint, die Dotterbildung geschehe dadurch, dass das Follikelepithel das Material liefere, welches Material von der Eizelle verarbeitet würde. Gegenbaur (37) behauptet, dass die Dotterelemente vom Follikelepithel ihre Entstehung nehmen. Nach ihm sind die Dotterkugeln (die Dotterzellen der Autoren) keine wahren Zellen, sondern nur weitere Entwickelungsstufen der kleinen, dunklen Dotterkörnchen, und zeigen die sogen. weissen Dotterzellen gar keinen genetischen Unterschied von dem gelben Dotter, sondern sind bloss die jüngsten Stadien in der Entwickelungsreihe des letzteren.

Zu demselben Resultate sind auch Waldeyer (l. c.) und van Beneden (l. c.) gekommen; nach ihrer Ansicht ist der Dotter ein Absonderungsproduct des Follikelepithels.

Gegen diese Auffassung hat in der neuesten Zeit His sich ausgesprochen. Die Follikelepithelzellen der Autoren hält er für kein echtes Epithelium, sondern für eine Summe von Wanderzellen (Leucocyten), welche aus dem Blute stammen. Aus diesen Wanderzellen soll der Dotter des Eifollikels gebildet werden[1]). Waldeyer hat farblose Blutzellen oder Wanderzellen nach Einspritzung von Zinnober in die Blutbahn nicht gefunden, weder in der Follikel, noch im Ei selbst. Er ist zur Ueberzeugung gekommen, dass die Wanderzellen an der Bildung des Dotters nicht Theil nehmen. Meine eigenen Untersuchungen nach Einspritzung von fein verriebenem Zinnober in den Lymphsack von Fröschen

---

1) Diese Untersuchungsresultate von His wurden kürzlich von Lindgren (39) für die Säugethiereier bestätigt. Er hat die Eierstöcke von Säugethieren aus verschiedenen Perioden untersucht, nämlich in der Periode der Ruhe und der der Thätigkeit, auch aus verschiedenen Altersperioden dieser Thiere, und hat gefunden, dass von Zeit zu Zeit eine Einwanderung von Wanderzellen in das Ei selbst stattfinde durch Porenkanälchen der Zona pellucida hindurch. Zum Schluss seiner Untersuchungen sagt er: „Es kann ohne Zweifel als hierdurch erwiesen betrachtet werden: dass die sogen. Richtungsblasen oder globules polaires im Säugethiereie, welche jedem Versuch einer Deutung so lange und so hartnäckig widerstanden haben, eingewanderte Granulosazellen sind — und zweitens, dass das Säugethierei bei seinem Eintritt in die Tuba ausser dem Dotter auch noch ein zweites Element enthält, das aller Wahrscheinlichkeit nach dem Nebendotter des Vogeleies entspricht und das möglicherweise die Bedeutung eines Nebenkeims hat."



und in die Vena jugul von Hühnern (4 Frösche und 2 Hühner), ergaben — im Gegensatze zu Waldeyer — dass sich allerdings zinnoberhaltige Wanderzellen zwischen den Follikelepithelzellen und freie Zinnoberkörnchen in der Dottersubstanz selbst fanden. Aber ich muss hierbei bemerken, dass diese Funde sehr selten waren und nur ganz vereinzelte Körnchen angetroffen wurden, während in fast allen übrigen Organen des Körpers diese Dinge viel zahlreicher gesehen wurden. Sonach kann ich in der Hauptsache der Ansicht von His mich dennoch nicht anschliessen, und kann den Leucocyten keinen nennenswerthen Antheil an der Follikelepithel- und Dotterbildung vindiciren.

Aeltere Autoren haben in der Dottersubstanz besondere dunkle Gebilde, sogenannte Dotterkerne, gesehen. Schon Cramer (l. c.) hat den Dotterkern als kleine Kugel beschrieben, welche später sich in kleine Körnchen auflösen soll, einen Halbmond bildend. Carus (l. c.) hat ebenso wie Cramer (l. c.) eine Kugel (Dotterkern) im Eifollikel der Frösche beschrieben. Bei mehr entwickelten Eifollikeln existirt diese Kugel nicht mehr; die Körnchen als Bestandtheile dieser Kugel lösen sich von der Peripherie derselben nach und nach ab bis zum Verschwinden derselben und vermischen sich mit der sie umgebenden Masse. Ecker und Leuckart (l. c.) haben auch das Verschwinden des Dotterkerns bei weiterem Wachsthum des Eifollikels bemerkt.

In der neuesten Zeit betrachtet van Bambeke den Dotterkern als eine Eifollikelepithelzelle, welche von den sie umgebenden Epithelzellen sich abgelöst habe, um in den Dotter zu gelangen. Später gehe diese Zelle als solche zu Grunde und bilden sich aus ihrer Substanz kleine zusammenhängende Körnchen, den sogenannten Dotterkern darstellend. Diese Gebilde konnte jedoch Goette beim bombinator igneus nicht finden. Ich fand sie in Eifollikeln von 0,093 — 0,232 mm Grösse, sowohl bei den Larven von R. temporaria und R. esculenta sowie bei jungen Individuen von Bufo variabilis vor. Sie bestehen aus gelben Körnchen von verschiedenen Dimensionen.

Woher diese Körnchen stammen, ob sie als Absonderungsproduct aus dem Follikelepithel hervorgehen, wie Waldeyer behauptet, oder ob sie aus einer zu Grunde gegangenen Eifollikelepithelzelle abzuleiten sind, wie es nach Bambeke geschehen soll, muss ich unentschieden lassen.

Bezüglich der feineren Structurverhältnisse des Keimbläschens und des Keimfleckes habe ich meine Aufmerksamkeit besonders auf die von Auerbach (43), Balbiani (41), Arndt (40), Eberth (42) und Anderen beschriebenen Erscheinungen gerichtet. Die Keimbläschen zeigten mir stets eine doppelt contourirte Membran von homogener Beschaffenheit. Von der inneren Fläche dieser Membran gingen nach dem Centrum der vesiculae germinativae stäbchenförmige Gebilde in radiärer Richtung aus, welche am centralen Ende knopfförmige Verdickungen aufwiesen. Zwischen den Stäbchen nahm man noch zerstreute Körnchen wahr, aber noch keine Keimflecke.

In den späteren Entwickelungsperioden der Eifollikel von 0,1164 mm Grösse an, zeigen sich die Keimflecke als mattglänzende Körnchen von variirendem Durchmesser, welche an der inneren Oberfläche des Keimbläschens sitzen und ausserdem im feingranulirten Inhalt desselben zerstreut sind, indem sie den Fädchen anhaften, welche im Keimbläschen nach verschiedener Richtung sich erstrecken.

Zuweilen kann man birnförmige Keimflecke bemerken; ihr feiner Fadenstil befestigt sich an der Wand des Keimbläschens, während die birnförmige Verdickung nach dem Centrum hin gelegen ist.

Die Dotterhaut, welche nur bei grösseren Eifollikeln entwickelt ist, liegt zwischen dem Epithel und der Dottersubstanz. Einige Autoren beschreiben sie als eine structurlose, homogene Schicht; der feinere Bau derselben und ihre Bedeutung als morphologischer Bestandtheil des Eies ist noch nicht festgestellt. Waldeyer (l. c.) sagt über diese Haut folgendes: „Eine Dotterhaut entsteht erst bei ziemlich ausgewachsenen Follikeln; dieselbe erscheint bei starken Vergrösserungen feinstreifig, und zwar in radiärer Richtung. Sie bildet sich stets nach Innen vom Follikelepithel aus und ist also in derselben Weise als eine Cuticularformation aufzufassen, wie die zona pellucida des Säugethiereies und die Dotterhaut des Vogeleies.“ — Nach Goette (l. c.) bildet sich anfangs zwischen dem Follikelepithel und dem Dotter eine weiche, homogene, structurlose Schicht, die spätere Dotterhaut, welche ein Secret sein soll.

Nach meinen Erfahrungen besteht die Dotterhaut aus Stäbchen, die in radiärer Richtung neben einander liegen, wodurch die von

Waldeyer und A. beschriebenen Streifen erklärt werden. Bei schwächeren Vergrösserungen sind diese Stäbchen und ihre Grenzen nicht zu unterscheiden und stellt sich die Haut als eine homogene Membran dar. — Die ausführliche Beschreibung derselben werde ich bei Besprechung der Knochenfische geben.

Ein accessorisches Organ ist hier noch zu erwähnen, welches Bidder und Wittich bei den Kröten beschrieben haben. Dieses Organ liegt zwischen Hoden und Fettkörper als kugelförmiges Körperchen. Ich habe dasselbe bei Larven von Bufo cinereus und bei einem jungen Bufo variabilis untersucht. Auf Querschnitten zeigt sich dasselbe als aus grösseren und kleineren dicht neben einander liegenden Eifollikeln bestehend, welche durch ein bindegewebiges Stroma abgegrenzt sind. In dem oberflächlichen Theile dieses Organs kann man verschiedene Entwickelungsstufen, vom Primordialei bis zum Primordial-Follikel, im Centrum dagegen mehr vergrösserte Follikel nachweisen, deren Grösse von 0,0232 — 0,0744 mm wechselt. Die histologische Beschaffenheit der Eifollikel dieses Organes ist die nämliche wie die der Eierstocksfollikel; ausserdem habe ich bei Bufo variabilis auf Querschnitten des Hodens noch Folgendes beobachtet:

Zwischen den schon ausgebildeten Samenkanälchen, in welchen bereits Spermatozoen wahrnehmbar sind, sieht man noch verschiedene Entwickelungsstadien von Primordialfollikeln und unter den letzteren ganz ausgebildete Follikel mit Keimbläschen und Keimflecken in der Grösse von 0,1395 — 0,2325 mm. — Was für eine Bedeutung dieses accessorische Organ hat, kann ich nicht sagen, weil meine Untersuchungen sich nur auf wenige Exemplare erstreckt haben.

Bei Tritonen und Salamandern habe ich die nämlichen Verhältnisse gefunden wie bei Fröschen, ich muss jedoch noch einige Worte über das Keimepithel und die Pflüger'schen Schläuche der ersteren hinzufügen. Die Keimepithelinseln liegen bei Tritonen und Salamandern nicht weit von einander und sind grösser als bei den Fröschen (0,3255 mm). Zwischen den Keimepithelzellen sieht man auch die Primordialeier, in ähnlicher Weise, wie dies bei den Fröschen beschrieben wurde. Die Pflüger'schen Schläuche liegen entweder dicht unter dem Endothel, oder sie haben noch ihren Zusammenhang mit den Keimepithelinseln bewahrt und dringen in das Stroma zwischen die Eifollikel hinein; ihre Grösse

variirt zwischen 0,0465 und 0,1395 mm. Sie enthalten Primordialeier in der beschriebenen Weise. Auf Querschnitten der Eierstöcke von Tritonenlarven, bei welchen sich die vorderen Extremitäten schon entwickelt zeigten, während die hinteren noch nicht vorhanden waren, konnte ich zwischen den Keimepithelzellen einzelne grössere Zellen (Primordialeier) wahrnehmen, sowie verschiedene Entwickelungsperioden der Eifollikel im Stroma selbst. Doch auch bei erwachsenen Salamandern und Tritonen kann man die verschiedenen Eientwickelungsstadien vom Primordialei an beobachten. Die Streifung der Nebendottersubstanz war bei diesen Species schärfer ausgesprochen, als bei den Fröschen.

Von Knochenfischen habe ich folgende Arten untersucht: Perca fluviatilis, Tinca vulgaris, Esox, Gobio vulgaris, Cyprinus carpio; mit besonderer Deutlichkeit konnte ich bei Perca die verschiedenen Entwickelungsstadien des Primordialeies und der Pflüger'schen Schläuche verfolgen, und zwar fand ich Bilder derselben Art wie sie von den höheren Wirbelthieren bekannt sind.

Die Eierstöcke der Knochenfische haben die Gestalt von langen Säcken, die sich nach hinten verdünnen und beiderseits der inneren Oberfläche der Nieren nahe liegen; bei Perca kommt nur ein Sack vor, der aus den ursprünglichen beiden Säcken entstanden ist. Im Allgemeinen hat die äussere Form der Eierstöcke der Knochenfische sehr viel Aehnlichkeit mit denjenigen der Batrachier, ebenso finden wir diese Aehnlichkeit in den Verhältnissen des Peritoneums zu den Eierstöcken wieder. Wenn wir das Peritoneum verschiedener Arten von Knochenfischen im frischen Zustande versilbern und unmittelbar nach Einwirkung des Lichtes kleine Plättchen davon unter das Mikroskop bringen, so beobachten wir zwischen den Endothelzellen zerstreute Flimmerepithelinseln, wie sie früher Owen bei Spinax acanthias und Vogt beim Lachs gesehen haben. Sie liegen näher neben einander gegen die Eierstöcke zu, wo sie in ein Cylinderepithel (Keimepithel) übergehen. Dieses Cylinderepithel bekleidet die Oberfläche des Eierstockes ungleichmässig; einzelne grössere oder kleinere Gruppen desselben sind durch platte Zellen von einander abgetrennt.

Bei allen von mir untersuchten Knochenfischen ist der Modus der Entwickelung des Primordialeies und der Eifollikel ganz ähnlich der Entwickelung dieser Gebilde bei den Batrachiern. Am deutlichsten zeigt sich dieser Process bei Perca, wo das Keim-

epithel aus schmalen und hohen Cylinderzellen besteht, welche nahe dem Peritonealendothel mehrschichtig gelagert sind. Die Grösse dieser Zellen beträgt ca. 0,0232 mm. Das unterliegende Gewebe zeigt papillenartige Bildungen. Die Grenze zwischen den platten Endothelzellen des Peritoneums und diesen cylindrischen Zellen tritt scharf hervor. Das Keimepithel dringt auch in das Stroma des Eierstockes ein und kleidet die bindegewebige Hülle jedes Eifollikels aus. Auf Querschnitten sehen wir zwischen cylindrischen Keimepithelzellen mit rundem oder ovalem Kern einzelne vergrösserte runde oder ovale Zellen mit grossem Kern und vielen Kernkörperchen; die Grösse. der Zellen beträgt 0,0139 — 0,0166, die der Kerne 0,0093 mm. Ich halte diese Gebilde für die Primordialeier. Einzelne von ihnen sind von einschichtigen, neben einander liegenden kleinen Epithelzellen umgeben, aus welchen später das Follikelepithel gebildet wird. Durch dazwischen einwachsende Bindegewebszellen werden diese jungen Follikel von der Keimepithelschicht abgetrennt. Die Grösse der Primordialeier beträgt 0,0196 mm, die der Primordialeifollikel 0,02325 — 0,0465 mm.

Ausserdem kann man sehen, dass an einzelnen Stellen das Cylinderepithel in das Stroma in Form von Zapfen von 0,0465 — 0,0930 mm Länge und 0,0465 mm Breite sich hineinerstreckt, dies sind die sogen. Pflüger'schen Schläuche. Sie haben keine Membrana propria, wie Pflüger eine solche bei Wirbelthieren gesehen hat, sondern sind nur von Bindegewebszellen und feinen Bindegewebsfasern umgeben.

Beim Uebergange des Keimepithels in die Pflüger'schen Schläuche nehmen die cylindrischen Zellen an Grösse ab und zeigen mehr rundliche Formen, so dass die blinden Enden der Pflüger'schen Schläuche nur noch aus runden Zellen bestehen von 0,0093 — 0,0279 mm Grösse. Diese Zellen haben grosse Kerne mit nur schmalem Protoplasmasaum, doch befinden sich zwischen ihnen einzelne noch grössere und protoplasmareiche Zellen mit grösserem Kern — das sind die Primordialeier.

In Fig. 10 sehen wir zwischen den Keimepithelzellen eine grosse runde Zelle mit fein granulirtem Protoplasma und grossem Kern (Primordialei); Fig 9 stellt Pflüger'sche Schläuche dar, welche Primordialeier enthalten. Einzelne dieser Eier dringen mit den sie umgebenden Zellen in das Stroma hinein und zwar so, dass ein Theil der Zellen noch mit den Epithelzellen zusam-

menhängt, während der andere schon im Stroma liegende Theil von Bindegewebszellen umwuchert ist. Bei anderen Knochenfischen fand ich durchaus ähnliche Verhältnisse.

Ueber die Entstehung des Eifollikelepithels bei Knochenfischen hat His (l. c.) in letzter Zeit ganz eigenthümliche Ansichten ausgesprochen. Er habe in keiner Periode der Eientwicklung das Follikelepithel gesehen; nach ihm ist die Granulosa kein echtes Epithel, sondern stammt von Wanderzellen ab, welche aus den umgebenden Blutgefässen in's Innere der Follikel eingedrungen sind. — Die Resultate seiner Untersuchungen sind folgende:

1. der unreife Follikel entbehre einer Granulosa.

2. eine echte epitheliale Umkleidung des Fischeies bestehe zu keiner Zeit.

3. vielmehr sei die der Granulosa entsprechende Schicht eine spätere Bildung, und zwar von Wanderzellen herrührend.

Beim Karpfen konnte er um das junge Ei herum eine grosszellige, stellenweise doppelt geschichtete Endothelscheide, aber keine Spur einer Granulosa wahrnehmen.

Mit diesen Resultaten von His kann ich mich nicht einverstanden erklären, da ich bei meinen eigenen Untersuchungen immer das Follicularepithel, in cubischer oder cylindrischer Form, deutlich gesehen habe (von ähnlicher Beschaffenheit wie bei den Vögeln); besonders empfehle ich Gobio und Perca, wo die cylindrische Form des Epithels sehr deutlich ausgesprochen ist, während das Follikelepithel beim Hecht, der Schleihe und anderen Arten etwas abgeplattet erscheint. Bei den letzteren Fischen kann man nach Versilberung der Präparate das Epithel von der Oberfläche aus als eine Schicht neben einander gelagerter polygonaler Zellen erkennen und es ist leicht möglich, diese Schicht mit der Endothelscheide zu verwechseln.

Die Grösse der Follikelepithelzellen der Knochenfische variirt zwischen 6,00465 und 0,0093 mm.

Was die Dottersubstanz anbelangt, so stellt sie sich in ähnlicher Weise wie bei den Batrachiern und Vögeln dar, wesswegen ich die früher gegebene Beschreibung hier nicht zu wiederholen brauche.

In den jungen Eifollikeln der Knochenfische, von 0,1164 — 0,2092 mm Grösse, sehen wir auch eine gestreifte Rindenschicht Eimer — Nebendotter His —, welche zwischen dem Hauptdotter und

dem Follikelepithel gelagert ist; ihre Breite beträgt 0,0465 mm; ihre Eigenschaften sind die gleichen, wie sie bei den Batrachiern beschrieben wurden. Die Dotterkörner und Dotterkügelchen sieht man schon im Follikelepithel des jungen Eies selbst. Aus den peripheren Körnchen dürften die späteren Dotterkugeln sich bilden wie es nach den Untersuchungen Lereboullet's, Gegenbaur's und Waldeyer's wahrscheinlich ist. His behauptet dagegen die Entstehung der Dotterkugeln aus eingewanderten Granulosazellen, welche in letzter Instanz nichts anderes als in die Follikel eingedrungene Wanderzellen wären. — Nach Ludwig werden die Dotterelemente des Fischeies endogen von der Eizelle geliefert.

Das Keimbläschen der Knochenfische hat eine Grösse von 0,0166 — 0,0232 mm; dasselbe zeigt ähnliche Structurverhältnisse wie bei den Batrachiern.

Was die sogenannte Dotterhaut betrifft, so gehen die Meinungen der Autoren über den Bau und die Bedeutung dieser Haut noch weit auseinander. So meinen Einige, dass die Dotterhaut (Zona) eine cuticulare Abscheidung des Follikelepithels sei. Andere halten sie für ein Abscheidungsproduct des Eies selbst (Kölliker (46), Eimer (47), Ludwig (l. c.) u. A.). Nach Eimer existirt noch eine Haut, welche ausserhalb der gestreiften Haut liegt; er betrachtet sie als Product des Follikelepithels und nennt sie Chorion. Aubert nimmt an, dass die Dotterhaut des Hechtes aus zwei Schichten besteht, wovon die äussere fein granulirt und die innere radiär gestreift sei. Goette (l. c.) hält beim Bombinator igneus die Dotterhaut für ein Secret. Nach Leuckart (49), Vogt (50), Thomson (51) ist sie durch Verschmelzung abgeplatteter Zellen entstanden. Eine ausführliche Beschreibung der Dotterhaut bei den Knochenfischen hat Johannes Müller (52) gegeben; auch war er der Erste, der die sogen. Porenkanälchen, von welchen die Dotterhaut das gestreifte Aussehen hat, beschrieb.

Ausserdem hat er noch eine äussere Hülle bemerkt, welche dicker als die erstere ist, mit Kanälchen, deren Querdurchschnitt grösser ist als der der Porenkanäle der inneren Haut; in diesen Porenkanälen stecken protoplasmatische Fortsätze der Follikelepithelzellen. — In ähnlicher Weise hat Waldeyer (l. c.) die Dotterhaut aufgefasst.

Lereboullet (53) hat eine zarte, den Dotter zunächst umschliessende Membran beschrieben; Eimer (l. c.) erwähnt einer

ähnlichen Haut beim Hecht, der Forelle, beim Weissfisch und dem Karpfen. Waldeyer (l. c.) und His (l. c.) erkennen diese Haut nicht an. Aus dieser literarischen Uebersicht geht hervor, dass die meisten Autoren die gestreifte Dotterhaut als ein Product des Follikelepithels betrachten (cuticulare Bildung); nur Einige betrachten sie entweder als Product des Eies selbst, oder als Gerinnungsproduct oder Secret, das von aussen angelagert sei.

Um den histologischen Bau dieser Haut zu erforschen, habe ich Untersuchungen bei dem Batrachier-, Knochenfisch- und Vogel-Ei angestellt. — Bei einem Vogelei, welches die Grösse von 1/2 cm erreicht hatte, war die gestreifte Zona am deutlichsten ausgesprochen. In frischem Zustande, in 3/4 % Kochsalzlösung zerzupft, löst sich diese Haut nicht vom Follikelepithel ab, was bei den Batrachiern und Knochenfischen sonst der Fall ist, sondern bleibt an den Follikelepithelzellen haften. Nach Behandlung mit 1 % Ueberosmiumsäure sieht man deutlich auf isolirten Follikelepithelzellen eine gestreifte Schicht liegen, welche bei stärkerer Vergrösserung aus parallel neben einander liegenden stäbchenförmigen Gebilden besteht. Die Follikelepithelzellen erinnern uns dadurch an die Cylinderzellen des Darmcanals, deren Cuticularschicht von ähnlichem Aussehen ist. Diese Stäbchen sind beim kleinen Eifollikel kurz und dick und näher an einander gelagert, bei grösseren Follikeln verhält es sich umgekehrt. Ebenso bemerkt man bei Frosch- und Tritonen-Eiern, besonders auf feinen Schnitten nach Untersuchung mit stärkerer Vergrösserung, eine Streifung der Dotterhaut, welche Streifung von den in radiärer Richtung gelagerten stäbchenförmigen Bildungen abhängig ist. Bei schwächeren Vergrösserungen ist die Grenze zwischen den Stäbchen sehr schwer wahrzunehmen, so dass dann die Dotterhaut fast homogen sich erweist. Als günstige Objecte für das Studium der Dotterhaut bei den Fischen habe ich die Eier von Perca und Gobio gefunden. Bei diesen Thieren besteht die gestreifte Zona aus zwei Häutchen, wie es schon früher von Waldeyer u. A. für Perca nachgewiesen wurde. Beim Zerzupfen in frischem Zustande (3/4 % Kochsalzlösung) oder nach Behandlung mit 1 % Ueberosmiumsäure trennen sich diese zwei Häutchen nur sehr schwer von einander.

Auf einzelnen Stellen konnte man die Follikelepithelzellen im Zusammenhang mit der äusseren Stäbchenschicht sehen. Die Stäbchen selbst, sowohl die der äusseren wie der inneren Schicht,

isoliren sich sehr leicht von einander. Auf feinen Querschnitten der in $^1/_4$ % Ueberosmiumsäure oder im Ammonium bichromicum erhärteten Eier sind diese Häute durch eine scharfe Linie von einander abgegrenzt; diese Abgrenzung halte ich für den Ausdruck eines allmählichen Wachsthumes der gestreiften Dotterhaut, und zwar ihrer äusseren Stäbchenschicht, welche die jüngste Bildung darstellt, während die innere Schicht die ältere bezeichnet. Beide Schichten bestehen aus neben einander radiär gelagerten Stäbchen, welche in der inneren Zone viel feiner und länger sind und näher an einander liegen als in der äusseren. Bei Behandlung der Präparate mit Ueberosmiumsäure habe ich immer, wie im Follikelepithel selbst, so auch in den fein granulirten Fortsätzen zwischen den Stäbchen feine, durch die Säure schwarz gefärbte Körnchen gesehen, sie dürfen wohl als Dotterkörnchen betrachtet werden. Wenn man die Eierstöcke in Alcohol erhärtet, mit Hämatoxylin färbt und die innere Oberfläche des isolirten Eifollikelepithels betrachtet, so bekommt man den Eindruck als ob ein Flimmerepithel vorliege, weil die Stäbchen auf dem Follikelepithel ebenso sitzen, wie die Cilien auf dem Flimmerepithel. Auf Querdurchschnitten ganz junger Follikel von 0,00465 mm Grösse kann man auf der inneren Oberfläche des Follikelepithels bereits diese aus Stäbchen bestehende Haut wahrnehmen; sie ist noch dünn und die Stäbchen sind fein und liegen nahe an einander. Die Dotterhaut löst sich auf dieser Entwickelungsstufe nur sehr schwer ab. Sie nimmt beim weiteren Wachsthum der Eifollikel an Dicke zu. Bei Follikeln von 0,465 mm erscheint sie schon viel dicker und doppelschichtig. Dabei ist zu bemerken, dass die Stäbchen der äusseren Schicht an einzelnen Stellen sich ganz deutlich in die innere Stäbchenschicht fortsetzen und sich also durch ihre Länge auszeichnen. In diesem Falle verlieren die Stäbchen auf dem Wege vom Follikelepithel zur Dottersubstanz allmählich an Dicke, sind aber stets scharf abgegrenzt von der Dottersubstanz.

Nach diesen Untersuchungsergebnissen bin ich zu der Ueberzeugung gekommen, dass sowohl die äussere Stäbchenschicht der Dotterhaut als auch die innere als cuticulare Bildungen des Follikelepithels zu betrachten sind und dass in keinem Falle die innere Schicht als eine besondere Haut, welche von dem Ei selbst abgesondert wäre, wie es mehrere Forscher annehmen wollen, gelten kann.



Einige Autoren (Eimer u. A.) haben noch eine Epithelialschicht (Binnenepithel) beschrieben, welche zwischen der gestreiften Dotterhaut und der Dottersubstanz sich vorfinden soll. Dieses Binnenepithel habe ich bei Batrachier- und Knochenfisch-Eiern niemals gefunden.

Nach der detaillirten Beschreibung der angestellten Untersuchungen stelle ich die wichtigsten Ergebnisse derselben kurz zusammen:

I. Die Geschlechtsdrüse der Batrachier besteht aus zweierlei von einander unterschiedenen Zellenlagen, welche eine äussere und innere Schicht bilden. Die äussere Schicht, welche einzelne vergrösserte Zellen enthält und durch Eosin sich stark färbt, ist als „Keimepithel" zu betrachten, aus welchem sich die Primordial-Eier entwickeln. Mit der Umbildung der Geschlechtsdrüse in ein Ovarium beginnt ein schnelleres Wachsthum des bindegewebigen Stroma einerseits, und ein relativ langsameres Wachsthum des Keimepithels andererseits, wodurch das Keimepithel auf kleinere Inseln vertheilt wird und die Bindegewebszellen auf der Oberfläche des Eierstockes als Endothelzellen hervortreten. Durch Wachsthum einzelner Keimepithelzellen entwickeln sich dann die Primordialeier, und durch Wachsthum des Bindegewebes wird daneben die Vergrösserung des Eierstockes bedingt.

II. Eine Theilung der Eier, welche Waldeyer bei den Fröschen beschrieben hat, konnte ich bei den Batrachiern und Knochenfischen nie finden. Ebensowenig konnte ich die Beobachtung Goette's bestätigen, nach welcher das Ei durch Verschmelzung mehrerer Zellen gebildet werden soll; das Primordialei ist im Gegentheil einfach als eine modificirte vergrösserte Keimepithelzelle zu betrachten. Um das Primordialei herum lagert sich später eine Schicht von kleinen bleibenden Keimepithelzellen (Follikelepithel), und durch fortschreitendes Wachsthum des Bindegewebes um solche Zellengruppen herum werden die Primordialfollikel gebildet. Ausserdem finden wir bei den Batrachiern und Knochenfischen noch sogen. Pflüger'sche Schläuche, welche durch Wucherung des Keimepithels in das Stroma hinein entstehen und in welchen ebenfalls Primordialeier und Primordialfollikel sich entwickeln. Für die Entwickelung der beiden letzteren spielen die

Pflüger'schen Schläuche nur eine secundäre Rolle, da Primordial-Eier und -Follikel sich schon in der frühesten Periode des Eierstocks aus dem Keimepithel heranbilden, während welcher Zeit die Pflüger'schen Schläuche noch nicht existiren. Das Primordialei ist während der Periode der Primordialfollikel noch eine einfache Zelle; bei weiterem Wachsthum wird der Bau des Eies ein complicirterer, da der Nebendotter und die Dotterhaut sich hinzugesellen.

III. Der Nebendotter ist hauptsächlich als eine Absonderung des Follikelepithels zu betrachten und ist dieser Process mit der Thätigkeit des Epithels der Milchdrüse oder änderer Drüsen zu vergleichen. Das Follikelepithel nimmt also einen wichtigen Antheil an dem weiteren Wachsthum des Eies, den Wanderzellen kann dagegen nur eine untergeordnete Bedeutung bei diesen Vorgängen zuerkannt werden.

Literaturverzeichniss.

1. Baer, De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae 1827.

2. Purkyne, Symbolae ad ovi avium historiam etc. Vratislaviae 1825.

3. Coste, Recherches sur la génération des Mummifères. Paris 1834.

4. Bernhardt, Symbolae ad ovi avium historiam ante praegnationem. Vratislav. 1834. Dissertat.

5. Wharton, London and Edinburgh philosoph. Magazine III. Serie, vol. VII.

6. Pflüger, Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.

7. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

8. Ed. van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bulletins de l'Academ. de Belgique. Bd. 34. 1870.

9. Goette, Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1874.

10. Bischoff, Entwickelungsgeschichte des Kaninchen-Eies. 1842.

11. Meckel, Zeitschrift für wiss. Zoolog. Bd. III.

12. Lereboullet, Embryologie comparée du brochet, de la perche et de l'écrévisse. Mém. des savants étrangers de l'Academie de Paris.

13. Leuckart, Handwörterbuch der Physiologie von R. Wagner.

14. Nelson, The reproduction of the Ascaris Mystax. Philos. trans. 1852, Part. II.

15. Milne-Edwards, Leçons de Physiologie, t. VIII.

16. Thomson, Article „Ovum" in Todd's Cyclopaedia. Vol. V. 1859.

17. v. Wittich, Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien in v. Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. IV. B. 1853.

18. Brandt, Siebold und Kölliker's Zeitschrift. Bd. 28. 4. Heft. Leipzig 1877.

19. Spengel, Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg v. Carl Semper. Bd. III. Heft 1. 1876.

20. Ludwig, Arb. aus d. zoolog.-zootom. Institut in Würzburg v. Semper. I. Bd. 1874.

21. Valentin, Ueber die Entwickelung der Follikel in dem Eierstocke der Säugethiere. Müller's Arch. 1838.

22. Spiegelberg, Virch. Arch. 30. Bd.

23. Letzerich, Untersuchungen aus dem physiol. Laboratorium zu Bonn. 1865.

24. Langhans, Virchow's Arch. 38. Bd.

25. Stricker, Wiener academisch. Sitzungsberichte, mat.-nat. wiss. Classe, 54. Bd. 1866.

26. Grohe, Virchow's Arch. 26. Bd.

27. Bischoff, Sitzungsber. d. bayr. Academie. Bd. I. 1863.

28. Henle, Handbuch der systematisch. Anatomie. 1866.

29. Schenk, Wiener academisch. Sitzungsb. Bd. 57. 1868.

30. v. Bambeke, Mémoir de l'Académie belge. Bd. 34. 1868.

31. van Beneden, Bulletin de l'acad. royale de Belgique. Bd. 37.

32. Neumann, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XI.

33. Cramer, Müller's Arch. 1848.



34. Carus, Zeitschrift für wissenschaftlich. Zoologie 1850.

35. Leuckart, Wagner's Handwörterbuch. Bd. 4. 1853.

36. Thomson, Todd Cyclopaedia of anatomy and physiology. V. 5. 1859.

37. Gegenbaur, Müller's Arch. 1861.

38. His, Untersuchungen über die Eientwickelung bei Knochenfischen. Leipzig 1873.

39. Lindgren, Arch. f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1877. S. 334.

40. Arndt, Deutsche medicin. Wochenschrift 1876. No. 48.

41. Balbiani, Compt. rend. T. 78. No. 19.

42. Eberth, Virchow's Arch. Bd. 67.

43. Auerbach, Organolog. Studien. 3. Heft. 1874—76.

44. Vogt, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte. 1842.

45. Newport, Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1851.

46. Kölliker, Verhandlungen der physikalisch-med. Gesellschaft, Würzburg VIII.

47. Eimer, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. VIII.

48. Rathke, Müller's Arch. 1832.

49. Leuckart, Müller's Arch. 1855.

50. Vogt, Embryologie des Salmones, 8.

51. Thomson, Todd's Cyclopaed. V. 103.

52. Johannes Müller, Müller's Arch. 1854.

53. Lereboullet, Ann. scienc. natur. Zool., 4. serie I. 1854.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV.

Fig. 1. Querschnitt der Geschlechtsdrüse einer Larve von Rana esculenta, nach Erhärtung in Ammonium bichromicum und Doppelfärbung mit Haematoxylin und Eosin. — Die oberflächliche Schicht der Zellen, einzelne vergrösserte Zellen — Primordialeier — enthaltend, ist durch Eosin, die Kerne der inneren, aus runden und ovalen Bindegewebszellen bestehenden Schicht sind durch Haematoxylin gefärbt. Im Centrum einige durch Eosin gefärbte Blutkörperchen.

Fig. 2. Durchschnitt des Eierstockes von Froschlarven in der ersten Periode der Larvenmetamorphose, nach ähnlicher Behandlung wie die Präparate in Fig. 1, jedoch mit Eosin allein gefärbt. Man sieht Keimepithelinseln zwischen den Endothelzellen, und kurze Pflüger'sche Schläuche, in welchen einzelne Primordialeier von Epithelzellen umgeben sind. Die Bindegewebszellen liegen tiefer, doch dringt ein Theil derselben zwischen die einzelnen Gruppen der Epithelzellen ein.

Fig. 3. Querschnitt des Froschlarveneierstockes aus der ersten Periode der Larvenmetamorphose, nach ähnlicher Behandlung und Färbung wie das Präparat Fig. 2. — Man sieht das Keimepithel in cylinderförmigen Bildungen, sog. Pflüger'schen Schläuchen, nach der Tiefe vorgedrungen; in den Schläuchen liegen die primordialen Eier, im linken und im mittleren Schlauche sieht man schon die Primordialfollikel.

Fig. 4. Isolirter Primordialfollikel nach Behandlung des Eierstockes einer Froschlarve (Entwickelungsperiode wie in Fig. 3) mit $^1/_4$ $^0/_0$iger Ueberosmiumsäure. Hier sehen wir die Bindegewebskapsel des Eies, welche mit dem Follikelepithel ausgekleidet ist, und im Innern des Follikels das primordiale Ei mit einem grossen Kern.

Fig. 5. Isolirter Eifollikel, nach ähnlicher Behandlung des Eierstockes wie Fig. 4. Der Follikel ist etwas grösser, sein Follikelepithel hat grobkörniges Protoplasma und enthält im Innern das vergrösserte Primordialei, dessen Kern in die Keimbläschenform, und dessen Kernkörperchen in Keimflecke verwandelt sind.

Fig. 6. Stück der Oberfläche des Eierstockes einer erwachsenen Rana esculenta nach Behandlung derselben mit $^1/_4$ $^0/_0$igem salpetersaurem Silber. — Zwischen den Endothelzellen, welche schwarz contourirt sind, sieht man zwei vereinzelte inselförmig gruppirte Haufen von Keimepithelzellen, zwischen welchen einzelne grössere Primordialeier liegen.

Fig. 7. Querschnitt des Eierstockes einer Froschlarve aus der zweiten Entwickelungsperiode, nach Behandlung des Eierstocks mit $^1/_4$ $^0/_0$iger Ueberosmiumsäure. — Man sieht einen durchschnittenen flach gelegenen Pflüger'schen Schlauch, bestehend aus Keimepithelzellen und primordialen Eiern, ausserdem noch Eifollikel von verschiedener Grösse.

Fig. 8. Stück der Oberfläche eines Eierstocks von Triton cristatus, nach ähnlicher Behandlung wie Fig. 6. Keimepithelinseln, in welchen sich Primordialeier befinden.

Fig. 9a und b. Durchschnitt des Eierstocks von Perca fluviatilis nach Erhärtung des Präparates in 2 $^0/_0$igem Ammonium bichromicum und Färbung mit ammoniakalischer Lösung von Eosin. Pflüger'sche Schläuche mit Primordialeiern und Primordialfollikeln.

Fig. 10. Durchschnitt des Eierstocks von Perca; oberflächliche Lage. Zwischen den cylindrischen Keimepithelzellen liegt eine grössere Zelle (Primordialei).

Die Tastzellen der Ente.

Von

Fr. Merkel in Rostock.

Hierzu Tafel XXVI.

Nach dem Erscheinen meiner vorläufigen Mittheilung über Tastzellen und Tastkörperchen im 11. Band dieses Archives 1875 haben die von mir vorzüglich berücksichtigten Organe im Schnabel und der Zunge unserer Hausschwimmvögel mehrfach Nachuntersucher beschäftigt. Die endgiltige Publication meiner eigenen, monographischen Arbeit über Hautnervenendigungen bei den Wirbelthieren hat sich, verschiedener Abhaltungen wegen, durch Jahre verzögert und wird voraussichtlich erst in einigen Monaten erscheinen können. Ich ziehe es desshalb vor, des augenscheinlichen Interesses wegen, welches der in der Ueberschrift genannte Gegenstand erregt, das bereits seit längerer Zeit druckfertige Capitel auszuheben und schon jetzt von meinen bezüglichen Beobachtungen Kunde zu geben.

In meiner früheren Arbeit, wenn ich das dort Gesagte kurz wiederholen soll, theilte ich mit, dass die einfachste Form der hierhergehörigen Tastorgane blasenförmige Zellen sind, mit hellem Kern, in deren Protoplasma sich eine marklose Nervenfaser mit einer Verbreiterung einsenkt. Diese Tastzellen können sich zwei und zwei zusammenlagern, indem sie sich mit ihren Breitseiten aneinanderlegen und von einer gemeinsamen, faserigen Bindegewebshülle umgeben sind. Auch sie werden von einer einzigen Nervenfaser versorgt, welche zwischen die beiden Zellen eindringt und sich in denselben verliert. Wenn sich mehr als zwei Tastzellen in einer Kapsel vereinigt finden, ist ein einfaches Tastkörperchen zu Stande gekommen. Auch dieses wird nur von einer einzigen dunkelrandigen Nervenfaser versorgt, welche beim Ein-

tritt in das Körperchen die Markscheide abwirft und dann an jede Zelle ein zartes Aestchen abgibt.

Im Aussehen gleichen die Tastzellen ganz den Zellen der Spinalganglien. Wie diese sind sie mit concentrischer und radiärer Streifung versehen; auch die Eigenschaft des Kernes, durch die Einwirkung der Essigsäure abzublassen, theilen sie mit denselben. — Die Schwann'sche Scheide der Nervenfaser geht in die Hülle der Zellen direct über.

Der erste Forscher, welcher nach mir die Tastkörperchen der Schwimmvögel untersuchte, war Asper (Centralbl. f. med. Wiss. 1876 No. 9). Er konnte die Zwillingstastzellen und einfachen Tastkörperchen bei der Ente bestätigen, die von mir erwähnten einfachen Tastzellen fand er nicht. Ebensowenig gelang es ihm, die von mir beschriebene Endigungsweise der Nervenfasern selbst zu sehen.

Frey dagegen, in dessen Laboratorium Aspers Arbeit gemacht war, schliesst sich in der 5. Auflage seines Handbuches meinen Angaben völlig an.

A. Key und Retzius[1]) beschreiben die in Rede stehenden Gebilde im Allgemeinen ganz ebenso, wie ich selbst, doch sehen sie den Trennungscontur je zweier Zellen eines Tastkörperchens für eine Zwischenscheibe an, in welche sich, wie sie vermuthen, das Ende der Nervenfaser einsenkt. Die Zwischensubstanz soll auch manchmal eine erhebliche Dicke erreichen und zuweilen zwischen der Hülle des Körperchens und der nächstanliegenden Zelle ihren Platz finden können.

Krause ferner beschreibt in seinem unlängst erschienenen Handbuch die „Grandry'schen Körperchen" als endkolbenartige Gebilde mit Umhüllungsmenbran, cylindrischem Innenkolben und in dessen Längsaxe verlaufender Terminalfaser. Sie sollen sich jedoch von den analog gebauten Endkolben dadurch unterscheiden, dass die Kerne der Hülle in zwei Reihen angeordnet, und mehr viereckig sind[2]).

---

1) Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes 2. Hälfte. Stockholm 1876.

2) Von der Mache des Krause'schen Handbuches mag die darin vorfindliche, hierhergehörige, historische Notiz Zeugniss geben. Der Verfasser sagt: „Die Grandry'schen Körperchen scheinen von Merkel (1875) als



Der letzte Untersucher ist Ranvier, welcher in den Comptes rendus (26. Nov. 1877) eine kurze Beschreibung veröffentlicht. Nach seiner Ansicht endigt die eintretende Nervenfaser in einer „Tastscheibe“ (disque tactile), einer plattenartigen Verbreiterung des Axencylinders, welche von beiden Seiten zwischen die von mir als eigentliche Endorgane gedeuteten Zellen eingeschlossen ist. Jedes Tastkörperchen wird also mindestens von zwei Zellen und einer Tastscheibe gebildet. „Wenn drei Zellen ein Körperchen zusammensetzen, besitzt es zwei Tastscheiben; wenn vier Zellen, drei Scheiben. Mit einem Wort, wenn a die Zahl der Scheiben, b die der Zellen bedeutet, dann ist $a = b - 1$. Aus dieser Thatsache geht mit der grössten Evidenz hervor, dass die Zellen des Tastkörperchens nicht als Nervenendorgane angesehen werden können.“

Sehe ich von der ganzen unbrauchbaren Krause'schen Darstellung ab, dann stehen sich also zwei Ansichten gegenüber. Die eine ist von Frey und mir selbst vertreten, wonach die an das Tastkörperchen herantretende Nervenfaser sich schliesslich in den Zellen, welche dasselbe bilden, einsenkt, sie dadurch zu den eigentlichen Endorganen machend. Die zweite Ansicht ist die von A. Key und Retzius sowie von Ranvier[1]) aufgestellte. Nach dieser würden die Zellen nur secundäre Bedeutung haben, die Nervenendigung selbst würde aus einer plattenartigen Verbreiterung des Axencylinders bestehen, welche den gedachten Zellen nur anliegt.

Trotz dieser gewichtigen Stimmen, welche eine von der meinigen abweichende Ansicht aussprechen, muss ich doch bei derselben beharren. Doch stehen meine Untersuchungsresultate in

---

Zwillingstastzellen des Vogelschnabels beschrieben worden zu sein, nachdem sie bereits Grandry 1869 richtig gedeutet hatte“. Grandry's Originalmittheilung aber lautet *in extenso* folgendermassen: „A côté des corpuscules de Pacini on trouve dans le bec du canard et de l'oie une autre forme de terminaison nerveuse, *sur la structure desquels je ne suis pas encore tout à fait fixé, sourtout au point de vue de la terminaison du nerf.* Je crois inutile de les décrire, et je renvoie aux planches qui, mieux qu'une description, donnent une idée exacte de leur forme, etc.“

1) Es ist diesem Forscher die Arbeit der berühmten schwedischen Gelehrten bei Abfassung seiner kleinen Abhandluug augenscheinlich nicht bekannt gewesen.



vieler Beziehung denen von A. Key und Retzius, noch mehr fast denen von Ranvier nahe, so dass die übrig bleibenden Differenzpunkte in Wirklichkeit kleiner sind, als es auf den ersten Blick scheinen könnte.

Die Tastkörperchen kommen bei der Ente vor: in der Wachshaut des Schnabels, in den grossen Papillen, welche den vordersten starkverhornten Theil des Schnabelrandes besetzt halten, in den Lamellen des seitlichen Schnabelrandes, im Gaumen und in der Zunge. Weitaus am zahlreichsten stehen sie in den von mir früher beschriebenen weichen Papillen im hinteren Theil der Zunge und in den hohen Papillen des stark verhornten Schnabelrandes. Sie zeichnen sich allenthalben dadurch aus, dass sie ziemlich dicht unter die Epidermisgränze vorrücken, während die stets gleichzeitig vorhandenen Pacinischen Körperchen etwas tiefer in die Cutis eingebettet sind.

Die einzelnen Zellen sind von kuchenförmiger Gestalt, wie dies von allen Beobachtern bestätigt wird. Doch sind sie meistens nicht eben platt, sie können sogar eine recht erhebliche Dicke erreichen (Fig. 2, 3, 4, 5). Die Maasszahlen finde ich etwas grösser wie Asper; und zwar für die Breite 0,045 mm bis 0,053 mm, für die Höhe 0,012 mm bis 0,018 mm. Ausgestattet sind sie mit einem kugeligen oder eiförmigen Kern, welcher von einer doppelt conturirten, membranösen Hülle umschlossen ist, und im Innern ein oder mehrere deutlich sichtbare Kernkörperchen enthält. Sind mehrere der letzteren vorhanden, dann zeigen sie sich nicht selten in einen Kreis geordnet (Fig. 6, 8). Der eigentliche Kerninhalt ist sehr blass, so dass es an Osmiumpräparaten nicht immer ganz leicht gelingt, seiner ansichtig zu werden. An Objecten aber, welche in Müller-scher Lösung gehärtet sind, tritt der Kern stets sehr schön hervor.

Das Zellprotoplasma gleicht, wie schon früher von mir hervorgehoben wurde, ganz dem der Ganglienzellen. Betrachtet man genauer, dann findet man ebenso wie dort, eine streifige Structur, theils concentrisch, theils radiär angeordnet, welche jedoch in ganz anderer Weise auftritt, als sie von M. Schultze[1]) für die grossen Zellen des Rückenmarkes angegeben wurde. Er sagt, dass sich

---

1) Obs. de structura cellular. fibrarumque nervear. Programm. Bonn 1868.

dieselben zusammengesetzt zeigten aus sehr vielen Fibrillen, welche in den verschiedensten Richtungen verliefen und aus einer interfibrillären, granulirten Substanz. Diese letztere findet sich nach seiner Beschreibung besonders um den Kern in grösserer Menge angehäuft.

Mag nun diese Beschreibung richtig sein oder nicht, jedenfalls ist es hier bei den Tastzellen die granulirte Substanz selbst, welche die Streifung bedingt, indem sich die Körnchen in Längsreihen aneinanderlegen. Die Streifen verlaufen auch nicht in den verschiedensten, sondern nur in zwei Richtungen. Im Centraltheil der Zelle durchsetzen sie dieselbe der Dicke nach von einer Breitseite zur anderen. Sie schliessen den Kern ein, und sind in concentrischen Kreisen angeordnet, wie ich dies schon in meiner früheren Mittheilung (l. c.) andeutete. Diese concentrische Anordnung sieht man deutlich an der Flächenansicht gut erhaltener Präparate. In der Peripherie laufen die Streifen in radiärer Richtung von einem Punkte am Rande des Centraltheiles aus, welcher der Hälfte der ganzen Zellendicke entspricht, und welcher seiner homogenen, nicht-granulirten Beschaffenheit wegen manchmal fast wie ein undeutlich begränzter Kern aussieht. Betrachtet man also eine Tastzelle von der Fläche, dann erscheint eine einfach radiäre Streifung des peripherischen Theiles, besieht man sie im Profil und zwar im optischen Durchschnitt der Zellen, dann findet man ein Bild, welches man am besten mit demjenigen vergleichen kann, welches Feilspäne geben, die an der Spitze eines Magneten suspendirt sind (Fig. 2, 7). Stellt man aber auf die Oberfläche der Profilansicht ein, dann sieht man auf die Köpfe der stäbchenartigen Streifen, welche nun am leichtesten eine ganz gleichmässige Granulirung vortäuschen (Fig. 2, oberste Zelle). An der Stelle, an welcher beide Streifungen zusammenstossen, sieht man Uebergänge, welche nicht selten ein allmähliches Zusammenfliessen beider bedingen.

Diese Streifung wurde von A. Key und Retzius übersehen; sie bemerken ausdrücklich, dass in den Zellen „eine Fibrillirung nicht zu erkennen sei". Ranvier dagegen hat wenigstens etwas von der centralen Streifung gesehen, denn er sagt, dass in Präparaten, welche zuerst mit Osmiumsäure 1:100 und dann mit Gold-Chloridkalium 1:10,000 behandelt seien, „les cellules présentent des stries parallèles entre elles, *légèrement incurvées* et dont la direction générale est perpendiculaire à leur face plane."

Die centrale Substanz nun ist als die directe Fortsetzung des eintretenden Axencylinders zu erkennen und stellt somit die eigentliche Nervenendigung in den Tastzellen dar.

Verfolge ich, um dies zu beweisen, die doppelt-conturirte Nervenfaser in die Zelle hinein, so ist vor allem zu erwähnen, dass sie kurz vor ihrem Herantritte an das Endorgan ihre Markscheide abwirft, sei es, dass dies unmittelbar vor dem Durchtritt durch die Hülle der Tastzellen, sei es, dass es schon etwas früher geschieht. Der nunmehr nackte Axencylinder breitet sich, wenn er an der Zelle selbst angelangt ist, an einer ihrer Breitseiten zu einer Platte aus. Hierin stimme ich also sowohl mit A. Key und Retzius, wie mit Ranvier überein[1]). Die Platte färbt sich in Osmiumsäure gewöhnlich dunkel, was ihre Beobachtung wesentlich erleichtert (Fig. 1, 10).

Schon während er sich verbreitet kann man in dem Axencylinder eine protoplasmatische Streifung wahrnehmen (Fig. 4) und ist im Stande, dieselbe ganz direct mit dem Centraltheil der Zelle zusammenhängen zu sehen. Man erkennt dies gut an Flächenschnitten[2]), wie in Fig. 10, wenn man bei starker Vergrösserung auf die Oberfläche der Platte des Axencylinders einstellt und dann die punktförmigen optischen Querschnitte der erwähnten Streifen durch ganz langsame Drehung der Stellschraube in die Tiefe verfolgt. Besieht man Seitenansichten von Tastkörperchen, dann hat man ein dem eben beschriebenen entsprechendes Bild. Die senkrechte Streifung der Zelle erscheint nun in der Längsansicht und erstreckt sich genau so weit seitlich als es die Platte des Axencylinders thut, welche auf dem Durchschnitt meist wie eine Verdickung der Scheidewand zwischen zwei Tastzellen aussieht (Fig. 2, 7). Gelingt es nicht die Streifung des Axencylinders zu erhalten, dann erkennt man wenigstens an geeig-

---

1) In meiner früheren Mittheilung wurde dies nur oberflächlich angedeutet, da sie eben durchaus den Charakter einer vorläufigen trägt.

2) Zur Herstellung von Flächenschnitten sind die hohen Schnabelpapillen besonders geeignet, indem sie ihrer starken Hornumscheidung wegen dem Messer nicht auszuweichen vermögen und so äusserst feine Schnitte geben; hat man diese nur genau im rechten Winkel zu der Längsaxe der Papillen angelegt, dann kann man sicher sein, ganz reine Flächenschnitte der Tastzellen zu erhalten.



neten Profilbildern völlig sicher das Zusammenfliessen des Axencylinderprotoplasmas mit dem Protoplasma der Zelle selbst (Fig. 5). — Am allerbesten ist es, Schiefschnitte (Fig. 6, 8) für die Feststellung der in Rede stehenden Thatsache zu benützen, indem an ihnen der Uebergang der Axencylinderplatte in das Protoplasma der Zellen am sichersten nachweisbar ist.

An reinen Querschnitten der Tastkörperchen glaubt man den Querschnitt der Axencylinderplatte stets ganz scharf abgegränzt zu sehen, doch ist dies in den meisten Fällen eine Täuschung, indem bei der einen Einstellung die eine, bei der anderen die andere der beiden scharfen Gränzconturen verschwindet (Fig. 7 untere Platte), eine Thatsache, welche weiter unten ihre Erklärung finden wird.

Wenn ich die mehrfach berührte Structur der Tastzellen mit dem Worte „Streifen" bezeichnet habe, so geschah dies nicht ohne Absicht. Ich konnte mich nämlich nicht überzeugen, dass man es mit „Fibrillen" zu thun hat, wie sie M. Schultze beschrieb. Ich glaube vielmehr, dass nur die so weit verbreitete durch Kupffer bekannt gewordene Anordnung der Granula im Innern des Protoplasmas vorliegt, welche auch durch die Arbeit meines Schülers Kuhnt für den Axencylinder der markhaltigen Nervenfaser wahrscheinlich gemacht wurde [1]). Es scheint mir für meine Ansicht ganz besonders die eigenthümliche Anordnung zu sprechen, welche in dem Randtheil der Tastzellen zu beobachten ist.

Die Zellen, mögen sie nun einfach sein, oder sich zu Körperchen vereinigen, sind von einer Hülle umgeben. Dieselbe enthält Kerne und besteht meist aus mehreren übereinandergelagerten Membranen, wie dies schon von A. Key und Retzius, sowie von Ranvier richtig angegeben wird. Jn dieselbe geht, wie ebenfalls bekannt ist, die Scheide des Nerven über (Fig. 1, 10). Diese Hülle färbt sich in Osmium stark braun, was besonders an Präparaten, welche nach der Osmiumwirkung längere Zeit in starkem Weingeist aufbewahrt wurden, sichtbar ist. Ausser einer undeutlichen Granulirung ist an ihr eine Structur nicht zu bemerken.

An der Innenseite der membranösen Hülle beginnen die Scheidewände, welche zwischen die einzelnen Zellen hineingehen, mit einer Verbreiterung, welche im optischen Durchschnitt drei-

1) Dieses Archiv Bd. 13.

eckig erscheint (Fig. 3, 7). Ist ein Schnitt günstig gefallen, dann kann man halb abgeschnittenen Hüllen begegnen, an denen man nicht allein die dunkele Farbe, sondern auch die Scheidewand in ihrer anscheinend bedeutenden Dicke klar beobachten kann (Fig. 3). Wo die Hülle an einem solchen Präparat fehlt, ist auch von der dicken Zwischenmembran nichts zu sehen, woraus eben hervorgeht, dass die bandartig breite Contur, welche am unverletzten Körperchen die einzelnen übereinandergeschichteten Zellen trennt, nur durch den rings an der Hülle inserirenden verbreiterten Ansatz hervorgerufen wird. Die eigentliche Scheidewand verdünnt sich sehr rasch zu einer relativ zarten Membran, welche aber die einzelnen Zellen eines Tastkörperchens nicht hermetisch von einander abschliesst, sondern in der Mitte von einem ziemlich grossen Loch durchbohrt ist, wo an ihrer Stelle die verbreiterte Platte des Axencylinders liegt. Man erkennt dies sowohl auf einem sehr dünnen Querschnitt des Körperchen (Fig. 7), woselbst sich die Membran von der Axencylinderplatte durch ihr weniger glänzendes Aussehen, oft auch durch einen kleinen Zwischenraum, welcher zwischen ihr und der Nervenplatte bleibt, abhebt, als auch an Schiefschnitten, wo man oft genug solchen Bildern, wie in Fig. 6 begegnet. Manchmal ist diese Membran zart granulirt, so dass man fast glauben könnte, man habe nur als Ausfüllungsmasse gebrauchte Kittsubstanz vor sich.

Durch die Erkenntniss der Thatsache, dass die Zwischenmembran der Tastkörperchen von einem Loche durchbohrt wird, erklären sich viele Beobachtungen, welche sonst unverständlich bleiben. Durchschneidet man ein Körperchen seitlich, dann erhält man eine schönere und schärfer begränzte Zellenscheidewand (Fig. 3), als wenn der Schnitt die Mitte der Zelle getroffen hat. Macht man den Schnitt etwas dicker, dann hat man bei der einen Einstellung eine scharfbegränzte, bei der andern eine verwaschen in eine der beiden Zellen übergehende Zwischensubstanz vor sich; im ersteren Fall hat man einen peripherischen, im andern einen mehr central gelegenen Theil des Körperchens in der Gesichtsebene. An allen Schiefschnitten sieht man eine schlecht begränzte Zwischensubstanz — die sich mit den anliegenden Zellen verbindende Axencylinderplatte, — welche nicht ganz bis an die seitlichen Gränzen des Körperchens reicht. Von diesen geht vielmehr ein scharf gezeichneter Contur ab, welcher etwas

anders verläuft, wie die Axencylinderplatte und sehr bald aufhört (Fig. 6).

Das Verhalten der eben beschriebenen Scheidewände ist von den bisherigen Nachuntersuchern der in Rede stehenden Tastkörperchen am wenigsten klar erkannt worden. Asper lässt es unentschieden, ob man in ihnen die sich verbreiternde Nervenfaser oder vielleicht eine blosse Fettschicht sehen muss, die beiden citirten schwedischen Forscher halten es für wahrscheinlich, dass sie mit den Nerven in Zusammenhang steht und Ranvier gibt dies als gewiss an. Kay und Retzius bemerken, dass die fragliche Substanz oft in dem mittleren Theil etwas verdickt ist, und sich an der inneren Kapselwand meist triangulär ansetzt, geben damit also eine im Ganzen richtige Schilderung. Ranvier aber sagt, dass sein „disque tactile“ niemals die Zellen, zwischen welchen er liege, überrage; sein Durchmesser sei sogar kleiner, als der der Zellen, so dass ihn diese letzteren von allen Seiten, wie eine Kapsel umhüllten. Diese Darstellung ist entschieden unrichtig, indem er die ringförmige Scheidewand ganz übersieht, und es macht mir fast den Eindruck, als schildere Ranvier seine „Tastscheibe“ hauptsächlich nach Goldpräparaten, an welchen allerdings nur die Platte des Axencylinders dunkel gefärbt wird, während die eigentliche Scheidewand hell bleibt, ein Unterschied, welcher ja bei ihrer verschiedenen Bedeutung nur natürlich ist, und der seinerseits umgekehrt dazu beiträgt, diesen Unterschied des Centraltheils und der Peripherie der fraglichen Zwischensubstanz zu erhärten. In Osmiumlösung und Müller'scher Flüssigkeit fällt es gar nicht schwer zu sehen, wie an reinen Querschnitten der Tastkörperchen die Zwischensubstanz stets an beiden Seiten die Kapsel erreicht. Ist dies nicht der Fall, dann lehrt eine genauere Untersuchung des betreffenden Präparates immer, dass man einen Schiefschnitt des Körperchens vor sich hat.

Dass die Kapsel der Tastkörperchen des Entenschnabels die obenerwähnte, tief dunkelbraune Färbung annimmt, wird von keinem der bisherigen Beobachter hervorgehoben und es scheint mir, als seien durch das Uebersehen dieser Erscheinung Key und Retzius zu einem Irrthum veranlasst worden. Sie berichten nämlich, dass sich die dunkle Zwischensubstanz zu breiten Trennungsscheiben verdichten könnten, welche nach der Zeichnung an Mächtigkeit einer ganzen Zelle gleichkommen. Ferner soll dieselbe

Substanz an den Enden der Tastkörperchen zuweilen eine dickere Schaale bilden können. Alles dies ist jedoch, wie ich glauben muss, lediglich auf die bei der Schnittführung nicht gleichmässig getroffene Membran zurückzuführen. Sehr oft stehen nämlich die Zellen eines Tastkörperchens mit ihren Endflächen nicht ganz congruent auf einander, sondern verschieben sich so, dass der Rand der einen Zelle mehr oder weniger über den der anderen seitlich hinausragt, resp. hinter ihn zurückspringt. Macht man nun von einem solchen Körperchen einen Schnitt, welcher bei den einen Zellen die Membran wegnimmt, bei den anderen aber sie intact lässt, dann müssen die ersteren eine ganz helle, die anderen eine dunkelbräunliche Ansicht bieten. In den allermeisten dieser dunklen Bänder kann man auch in der That die oben beschriebenen characteristischen Zellkerne sehen, was meine Ansicht ganz besonders stützt. Ist die eben gegebene Erklärung der von Key und Retzius beschriebenen dunklen „Scheiben" und „Schaalen" richtig, dann müssen Schnitte, welche so dick sind, dass die darin enthaltenen Tastkörperchen nicht verletzt werden, dieselben gleichmässig dunkel gefärbt zeigen. Es ist dies in der That der Fall und ich konnte kein Körperchen finden, welches nun noch eine ganz besonders dunkel gefärbte Zwischenscheibe oder endständige Schaale gezeigt hätte.

Was zuletzt noch die Gruppirung der einzelnen Tastzellen gegen einander anlangt, so wurde schon in meiner ersten Mittheilung hervorgehoben, dass auch ganz isolirt stehende Tastzellen vorkommen. Dieselben haben die gleiche Structur, wie die zu Körperchen vereinigten, nehmen ganz in derselben Weise den an der einen Seite herantretenden, verbreiterten Axencylinder auf, und sind ebenso wie diese, von einer lamellösen Kapsel umhüllt (Fig. 9). Keiner der bisherigen Untersucher hat sie gefunden. Sie sind meist etwas kleiner als die übrigen Zellen und entgehen daher leicht der Beobachtung. Am häufigsten begegnet man ihnen in der Wachshaut an der Wurzel des Oberschnabels, doch findet man sie auch an allen anderen Stellen, wo überhaupt Tastzellen vorkommen.

Mit der Constatirung dieser Thatsache fällt die oben wörtlich angeführte Beweisführung Ranviers' von selbst zusammen, welche in der mathematischen Formel gipfelt: $a = b - 1$. Hätte Ranvier noch andere Vögel untersucht, dann würde er gefunden haben, dass das Vorkommen isolirter Tastzellen keineswegs zu

den Seltenheiten gehört. Er würde auch nicht daran gedacht haben, dass dieselben eine Deckung seiner Tastscheibe gegen mechanische Reize bezweckten. Wenn man die Dinge nicht ganz genau kennt, kann man freilich in Versuchung kommen, eine derartige Erklärung für richtig zu halten, wie ich an mir selbst erfahren habe. Als ich die Körperchen gefunden hatte, beschrieb ich, bevor ich noch wusste, dass Grandry sich schon über diesen Gegenstand geäussert, dieselben in einem Brief an einen Freund als plattenförmige Ausbreitungen des Axencylinders, eingeschlossen zwischen zwei Zellen, welche ihn wie Kissen schützten. Ebenso wie ich damals sehr rasch meine anfängliche Meinung änderte, wird gewiss auch ein so vorurtheilsloser Forscher, wie Ranvier seine jetzige Ansicht aufgeben, wenn er erst noch ausgedehntere Studien über diesen Gegenstand angestellt hat.

Kehre ich nach dieser Abschweifung wieder zum Thema selbst zurück, dann ist zu erwähnen, dass weit häufiger als die isolirten Tastzellen die Zwillinge und einfachen Tastkörperchen vorkommen. In letzteren sind 3—8, vielleicht noch mehr Zellen vereinigt. Bei der Ente sieht man gewöhnlich eine kleinere bei der Gans meist eine grössere Anzahl von Zellen in einem Tastkörperchen. Bei letzterem Vogel kommen auch häufig Unregelmässigkeiten in der Art vor, dass nicht alle Zellen eines Körperchens parallele Flächen haben, sondern zuweilen einen keilförmigen Querschnitt zeigen, oder dass selbst einzelne Zellen beträchtlich weniger in die Breite entwickelt sind, als die übrigen, wie es auch Frey in der Fig. 322 seines Handbuches (5. Aufl.) abbildet. Wenn solche Formen bei der Ente auch nicht fehlen, so sind sie doch bei ihr seltener, während sie ausser bei der Gans auch bei anderen Vögeln in grosser Ausdehnung zu beobachten sind.

Zum Schluss muss noch erwähnt werden, dass ich ebenso, wie Key und Retzius innerhalb der Kapsel manchmal Kernen von einer kleinen Protoplasmazone umhüllt, begegnet bin, welche ihren Platz zwischen der Hülle und der nächstliegenden Tastzelle hatten (Fig. 2). Oefters schien es sogar, als ob hier nur eine kleine Protoplasmaanhäufung ohne Kern läge. Ebensowenig wie den genannten Forschern gelang es mir, ihre Bedeutung zu eruiren. Für die nächstliegende Vermuthung, dass man hier etwa junge, in der Entwickelung begriffene Tastzellen vor sich habe, gelang es mir bis jetzt nicht, irgend welche Anhaltspunkte zu finden.

Die in Vorstehendem characterisirten Tastzellen beschränken sich nicht etwa auf die Schwimmvögel, wie Asper vermuthete, sondern haben eine weite Verbreitung. Ich konnte sie bis jetzt bei drei Amphibienspecies, bei drei Reptilien, bei fünfundzwanzig Vögelarten[1]) und bei neunzehn verschiedenen Säugethieren nachweisen, worüber in Kurzem genaue Mittheilungen erfolgen werden.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI.

Fig. 1. Querschnitt durch eine der langen Papillen der Schnabelspitze; Flächenschnitt von vier Tastkörperchen. Bei zweien derselben sieht man die doppelt-conturirte Nervenfaser eintreten, die Markscheide verlieren und sich zur Axencylinderplatte ausbreiten.

Fig. 2. Zwei dicht übereinanderliegende Zwillingstastzellen, welche von einer einzigen doppeltconturirten Nervenfaser versorgt werden, die sich nach Abwerfung der Markscheide in zwei Zweige theilt; sehr seltenes Vorkommen. In sämmtlichen Tastzellen erkennt man die streifige Structur des Protoplasmas. Neben der Theilungsstelle des Nerven liegt zwischen Kapsel und Zellen ein Kern von wenig Protoplasma umgeben.

Fig. 3. Zwillingstastzelle aus der Wachshaut. Die Kapselmembran ist theilweise durch den Schnitt entfernt. Die Zellen sind in der Mitte auseinandergewichen, die Axencylinderplatte ist verdickt und granulirt.

Fig. 4. Tastkörperchen aus einer weichen Zungenpapille. Der Schnitt geht nicht durch die Mitte des Körperchens, wodurch sich auch das Fehlen der Kerne in den Zellen erklärt. Eine Zelle ist zerstört; der eintretende Axencylinder verbreitert sich.

Fig. 5. Zwillingstastzellen aus der Wachshaut der neugeborenen Ente. Nerveneintritt.

---

1) Auch bei der Krähe und dem Schwan, wo sie Asper vergeblich suchte.

Fig. 6. Schiefschnitte durch zwei Zwillinge der langen Schnabelpapillen.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Tastkörperchen einer weichen Zungenpapille. Streifung des Protoplasmas, Axencylinderplatte, Zwischenmembran.

Fig. 8. Schiefschnitt durch eine Zwillingstastzelle aus einer hohen Schnabelpapille. Uebergang der Axencylinderplatte in das Protoplasma der Zellen.

Fig. 9. Einfache Tastzelle aus der Wachshaut.

Fig. 10. Tastzelle aus einer langen Schnabelpapille im Flächenschnitt; Nerveneintritt.

Nachtrag zum Aufsatz „die Wirbelsäule und ihre Anhänge"
1. die Cyklostomen.

Von

Dr. **A. Götte.**

Der Umstand, dass der bezeichnete Aufsatz schon vor zwei Jahren fertig war und aus äusseren Gründen erst jetzt zum Druck gelangte, hat es verschuldet, dass ich die im vorigen Jahr erschienene Arbeit von Freud „Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von Ammocoetes" (Sitzungsberichte der math.-naturw. Classe der kais. Acad. der Wiss. zu Wien LXXV. 3. Abth. 1877) übersehen habe. Freud hat bereits die alternirenden Spiralnervenwurzeln und die Divergenz der Fasern und Bündel an den motorischen Wurzeln gesehen (S. 20, 22, 23). — Ferner hat mir mein geehrter Freund v. Ihering mitgetheilt, dass er meine Angaben über die Spinalnerven der Neunaugen bestätigen kann, ausgenommen die Verbindung der sensiblen Wurzeln mit der je dahinterliegenden motorischen; er fand ebenso wie Freud, dass die motorische Wurzel die vordere sei. Da ich selbst a. a. O. die Selachier zum Vergleich herangezogen, welche das letztere Verhalten zeigen, so muss ich annehmen, dass jener mein Irrthum auf einem Versehen in meinen bezüglichen Notizen beruht.

Ueber den Mitteldarm von Cobitis fossilis Lin.

Von

Dr. **H. Lorent.**

Hierzu Tafel XXVII.

Nach den bisherigen Angaben in der Litteratur würde der Darmtractus von Cobitus fossilis eine völlig eigenthümliche, von dem Aufbau der übrigen Wirbelthiere abweichende Bildung darbieten, indem sowohl Leydig[1]) als auch in neuerer Zeit Edinger[2]) übereinstimmend angeben, dass dem Mitteldarm von Cobitis fossilis ein Epithel völlig abgehe. Da ich bei einem gelegentlich erhaltenen Exemplare nach Silberinjection in das Darmlumen Bilder erhielt, welche mir sofort obige Angaben als zweifelhaft erscheinen liessen, so habe ich nach und nach mehrere Exemplare untersucht und bin dabei zu gegentheiligen Resultaten gekommen, nach denen beim Schlammpeitzger ein Epithel allerdings vorhanden ist, aber in eigenthümlicher Weise mit einem äusserst reichen Capillarnetz in Verbindung tritt, sodass es nur schwer gelingt die Epithelzellen zwischen den Maschen desselben zu erkennen; ein Umstand, welcher wohl erklärt, weshalb meine Vorgänger das Epithel vermisst haben.

Bevor ich zur Schilderung der mikroskopischen Structur der Wandungen des Darmes übergehe, sei mir gestattet über die gröberen anatomischen Verhältnisse einige kurze Notizen zu geben, da ich im Stande bin die Angaben der Autoren zu erweitern. Der Darmtractus unseres Cobitis fossilis gliedert sich in vier Abschnitte, 1. einen kurzen, relativ engen Oesophagus; 2. den cylindrischen dickwandigen Magenabschnitt, an welchen sich 3. der dünnwandige Mitteldarm anschliesst, der in das kurze Rectum übergeht.

1) 7. a. a. O. p. 3.

2) 5. a. a. O. p. 687.

Der Oesophagus ist kurz, 3—5 mm lang, derselbe verläuft vom Rachen aus über dem Herzen bis zur Spitze desselben, tritt dann durch die das Herz umhüllende quere Peritonealscheidewand und setzt sich unmittelbar fort in den dickeren, bei den vorliegenden Exemplaren 2—2½ cm langen Magen. Dieser ist im Wesentlichen von cylindrischer Gestalt ohne blindsackartige Krümmung, sowie ohne deutliche Scheidung einer portio cardiaca und pylorica. Gegen das untere Ende nimmt er häufig etwas an Dicke zu. Der Magen liegt gestreckt vor der Wirbelsäule und unterscheidet sich von dem Mitteldarm schon durch seine weissliche Farbe, herrührend von der grösseren Dicke seiner Wandungen, wodurch der Contrast mit dem dünnwandigen Mitteldarme noch deutlicher wird.

In diesen letzteren selbst geht der Magen mit einer leichten Einknickung von Rechts nach Links über, ohne dass ein eigenes „Pylorusrohr" (Gegenbaur) gebildet würde; von hier aus soll dann der Mitteldarm meist, nach den Angaben der Autoren[1]), völlig gerade zum Rectum verlaufen.

Untersucht man abgestorbene, in Alkohol gehärtete Thiere, so trifft diese Angabe zu; aber am lebenden, chloroformirten Thiere sieht man je nach der Füllung des Mitteldarms eine Schlängelung von Rechts nach Links, in mehr oder minder ausgeprägter Weise. Diese Windungsbildung findet sich weniger ausgeprägt bei Weibchen mit entwickelten Ovarien, deutlich aber stets (mein Material bestand in circa 30 Exemplaren) bei Männchen, und hier oft so ausgeprägt, dass die Schlingen unmittelbar neben einander liegen und sich mit der serosa berühren. Circuläre Windungen kommen nicht vor.

Gegen den Magen ist der Mitteldarm ausgezeichnet durch seine Dünnwandigkeit und das von dem Luftgehalt herrührende silberfarbene Aussehen, die Gefässverzweigungen heben sich deutlich in grosser Zahl von demselben ab und zeigen sich in solcher Entwicklung, dass der Darm häufig, bei starker Füllung der Gefässe, eine völlig rosenrothe Färbung darbietet. — Anhänge, namentlich appendices pyloricae, fehlen am Mitteldarm von Cobitis fossilis.

An der Wirbelsäule ist der Darm befestigt durch ein der Länge nach gespanntes, dünnes und schmales, gefässführendes Mesenterium,

---

1) cf. 4. a. a. O. p. 49, 9. p. 273, 14, p. 196.

welches vom After bis zum mittleren Drittel des Magens aufsteigt und hier mit freiem Rande endet. Der obere Theil des Magens ist nach hinten nur durch einzelne Fädchen angeheftet, wie sich auch nach der Leber und der Bauchwand Fädchen vom Magen aus fortsetzen. Leydig[1]) scheint das Mesenterium übersehen zu haben, da er das Fehlen desselben ausdrücklich hervorhebt, und nur die Befestigung mittels gefässführender Fäden angiebt. Es stimmt diese Angabe allerdings z. Th. für die vordere Wand des Darmes, an welcher nur eine schmale Peritonealfalte verläuft, welche die vordere vena portae enthält. Diese Falte ist an verschiedenen Stellen an der vordern Bauchwand durch Fädchen fixirt.

In dem oben beschriebenen Mesenterium verläuft die hintere (schwächere) vena portae vom Darm aufwärts zum linken Leberlappen. Die vordere stärkere liegt dem Darm nahezu an und verläuft in der soeben erwähnten schmalen Peritonealfalte. Diese vordere vena portae senkt sich in den rechten Leberlappen, und verläuft noch eine Strecke weit an dessen, dem Magen zugewendeten Fläche, indem sie hier noch mehrere von dem Magen herantretende Aeste aufnimmt.

Zu beiden Seiten des Mitteldarms liegen die vom Bauchfell überzogenen Ovarien, resp. die Hoden. Die Ovarien sind, entgegen der Angabe von Claus[2]), paarig und erstrecken sich durch die ganze Länge der Bauchhöhle bis zur Leber resp. Milz herauf. Die Hoden endigen mit ihrer Hauptmasse etwas über der Mitte der Bauchhöhle und geht von dort aus ein feiner fadenförmiger Fortsatz auf der Niere aufwärts bis fast zur cardia des Magens hinauf. Die Ausführungsgänge beider Geschlechtsdrüsen finden sich unmittelbar hinter dem After.

Die Leber ist zweilappig mit grösserem rechten und kleinerem linken Lappen, welche, die cardia circulär umfassend, vor derselben durch eine schmale Brücke zusammenhängen. In den oberen Theil des rechten Leberlappens ist die Gallenblase eingesenkt. Der Ductus choledochus mündet unmittelbar unter der cardia, unter dem massig ausgeprägten Wulst, mit welchem der einmündende Oesophagus gegen den Magen abgesetzt ist. Die Einmündungsstelle konnte ich nachweisen durch Injection von Queck-

1) 7. pag. 6.
2) 3. a. a. O. p. 822.

silber in die Gallenblase. — Links neben der Leber in der Höhe des mittleren Drittels des Magens liegt die relativ beträchtliche Milz.

Die Gefässverzweigungen am Darm sind schon äusserlich als zahlreiche zu erkennen. Bei Injectionsversuchen vom bulbus Aortae aus füllten sich sofort sämmtliche Darmgefässe und ebenfalls die beiden venae portarum, sodass eine reichliche Anastomose angenommen werden muss. Eine Doppelinjection vom arteriellen System und der vena portae aus gelang mir nicht, da sich beide Systeme sofort von der Aorta aus füllten, andererseits auch häufig in den grossen Stammgefässen sich bei Injection von der vena portae aus Injectionsmasse nachweisen liess. Ich konnte daher die Angaben Melnikow's[1]) über die Gefässverzweigung für unsern Fisch nicht prüfen. Auf die Schilderung der Capillarverzweigung komme ich weiter unten zurück. Makroskopisch lässt sich bei natürlicher Injection über den Gefässverlauf feststellen, dass von den doppelten venae portarum zahlreiche Aeste an den Darm herantreten, in Abständen von $1^1/_2$—2 mm und, mehr weniger circulär verlaufend, sich dann zahlreich dichotomisch verzweigen.

Am eröffneten Darm zeigt sich die Schleimhaut des Oesophagus in Längsfalten gestellt, welche nicht durch Querfalten verbunden sind, wenigstens konnte ich die Angabe Leydigs über die netzartige Faltung der Oesophagusschleimhaut nicht bestätigen. Der Magen ist durch die weissliche trübe Färbung vom Oesophagus scharf unterschieden; hier zeigt die Schleimhaut ein Netzwerk kleiner Fältchen und Erhebungen, deren Maschen von kleinen Grübchen gebildet werden. Als Inhalt des Magens fand sich meist ein trüber zäher Schleim vor. Gegen den Pylorus hin werden die Falten niedriger. Am Uebergang in den Mitteldarm setzt sich diese Beschaffenheit noch eine kleine Strecke weit fort, dann wird die Schleimhaut mehr glatt, zeigt aber doch bei aufmerksamer Betrachtung noch ein sammtartiges fein gekörntes Aussehen. Diese Beschaffenheit bietet der ganze Mitteldarm bis zum Anus dar. An gehärteten Exemplaren finden sich auch am Mitteldarm kleine Längsfalten, welche ich auf Contractionszustände und Schrumpfung der Muskulatur zurückführe. — Der Inhalt des Mitteldarms war bei meinen Exemplaren stets nur Luft, selten fand ich dünnflüssigen gelblichen Schleim in geringen Mengen vor.

1) a. a. O. 10. pag. 588.

Gegen das Pylorusende des Magens findet sich am Mitteldarm eine kleine nicht sehr deutliche Schleimhautfalte; eine ringartige Verdickung der Muskulatur vermochte ich nicht nachzuweisen, ebenso konnte ich einen klappenartigen Abschluss des Mitteldarmes gegen das Rectum nicht auffinden. Bemerkenswerth ist noch die geringe Adhärenz des Epitheles des Vorderdarmes, sodass es ohne Mühe gelingt das gesammte Epithel des Magens in continuo von der Mucosa abzuheben.

Wenden wir uns nun zur mikroskopischen Structur des Vorderdarmes auf Querschnittbildern, so besteht, wie zuerst Budge[1]) nachgewiesen hat, die Muscularis aus einer äusseren Längs- und inneren Ringfaserschicht quergestreifter Muskelfasern. Diese Angaben wurden von Leydig[2]) bestätigt und dahin erweitert, dass er die von Molin[3]) für Tinca chrysitis nachgewiesene circuläre Schicht glatter, unter der Mucosa gelegener Muskelfasern auch bei Cobitis auffand. Die stark entwickelte Mucosa erhebt sich papillar oder zottenähnlich in spitze Falten, denen das Epithel unmittelbar angelagert ist. In dem Bindegewebe finden sich zahlreiche, runde, lymphoide Körper, sodass das mucöse Gewebe einen völlig adenoiden Character darbietet. Aggregation zu Lymphfollikeln wurde nirgends beobachtet.

Das Epithel selbst ist im Oesophagus cylindrisch, einfach geschichtet, zusammengesetzt aus verhältnissmässig breiten Cylinderzellen mit zahlreichen Becherzellen. Im Magen finden sich diese letzteren seltener, sind aber dennoch in hinreichender Zahl vorhanden, und kann ich in dieser Hinsicht die Angaben Leydigs[2]) und Edinger's nur bestätigen. Die Schleimhaut des Magens bildet zahlreiche Falten und Einsenkungen entsprechend den oben geschilderten makroskopisch sichtbaren Grübchen, es entstehen dadurch tiefe Crypten, welche theils einfach schlauchförmig, theils ramificirt sind. Das Epithel derselben besteht aus schmalen langen Cylinderzellen, welche dem Bindegewebe der Mucosa direct angelagert sind; die von Edinger beim Hecht und bei Rochen gefundenen feinen kernhaltigen Fasern, welche vom Bindegewebe zwischen die Epithelien aufsteigen, habe ich bei Cobitis fossilis nicht sehen können.

1) cf. l. a. a. O.

2) cf. a. a. O. 7. p. 5; 8. p. 310.

3) cf. a. a. O. 11.

Labzellen konnten nirgends nachgewiesen werden, und fehlen somit die Magendrüsen, wie schon Leydig und Edinger gezeigt haben, unserm Thiere völlig. Die Angabe Leydigs[1]), dass das Epithel aus einer in der Tiefe gelegenen Schicht Cylinderzellen und einer oberflächlichen Rundzellenschicht bestehe, vermag ich nicht zu bestätigen. Das Epithel ist ein geschichtetes Cylinderepithel, bestehend aus zwei Reihen schmaler feingranulirter Cylinderzellen mit länglichen Zellenkernen, häufig lässt sich gegen das Lumen hin ein deutlicher Cuticularsaum nachweisen. In der Tiefe liegen dann noch mehr rundliche Zellen, welche in einzelnen Praeparaten sich als eine einfach angeordnete Schicht erkennen liessen.

Im Mitteldarm sind die Verhältnisse dagegen durch den enormen Reichthum an Capillargefässen complicirter. Auf den ersten Blick erscheint es, als bestehe die gesammte Darmmucosa aus zahlreichen frei hervorragenden Gefässschlingen, ein Verhältniss, welches Leydig zu der Angabe veranlasste, dass dem Cobitis das Epithel völlig mangele. Edinger konnte ebenfalls kein Epithel wahrnehmen, und ich muss bekennen, dass, nachdem mich zuerst Silberbilder auf das Epithel aufmerksam gemacht hatten, doch der Nachweis und das Erkennen desselben auf Querschnittsbildern mir erst nach vielfacher Bemühung gelang, da die Capillarschlingen fast Alles verdeckten. Von grosser Bedeutung für die Erhaltung guter Querschnittsbilder ist eine gute Erhärtung der Darmstücke, und habe ich benutzt: Osmiumsäure $^1/_{10}$—$^1/_2$%, Müller'sche Lösung, Ammon, bichrom. $2^1/_2$%. Chromsäure $^1/_4$—$^1/_2$%.

Letztere Flüssigkeit lieferte mir die besten Präparate. Für das Studium der Gefässvertheilung benutzte ich Injection mit $^1/_4$% Silberlösung oder die ammoniakalische Silberlösung Hoyer's, ferner kaltflüssiges Berlinerblau, Richardsonsches Blau, und dünnflüssige Karminleimmassen. Injicirt wurde meist von der vorderen (rechten) vena portae aus, unmittelbar unter der Einsenkung derselben in die Leber; und gelingt von hier aus die Füllung der Darmgefässe bei einiger Vorsicht nicht allzu schwer. Die injicirten Därme wurden in absolutem Alkohl gehärtet. Zur Erzielung von Silberflächenbildern injicirte ich entweder eine $^1/_8$—$^1/_4$% Silberlösung per anum, oder tropfte die Lösung auf ein ausgeschnittenes, auf-

1) cf. a. a. O. 8. p. 306.
2) A. f. mikr. A. XIII p. 647.

gespanntes Stück des Darmes auf. Zur Einbettung benutzte ich die Calberla'sche Masse[1]); ich erwähne dies daher, weil zahlreiche Versuche mit anderen Massen (Transparentseife, Wachs und Oel, Leimglycerin) mir nachträglich nur unklare Bilder lieferten, weshalb ich einen schädlichen Einfluss der Einbettungsmethode (Erwärmung etc.) auf die Präparate annehmen muss.

Betrachtet man ein gut gelungenes Flächenbild nach Silberbehandlung (Fig. 1), so erblickt man bei oberflächlicher Einstellung eine deutliche polygonale Zeichnung entsprechend der Kittsubstanz zwischen den Elementen einer dünnen Schicht platter Zellen. Combinirt man die Silberfärbung mit Haematoxylintinction, so lassen sich in diesen Zellen auch Kerne nachweisen. Senkt man nun den Tubus (Fig. 1. rechte Hälfte), so kommt man auf eine Schicht, welche ausgezeichnet ist durch das Vorhandensein heller mäandrischer Figuren, zwischen denen von Strecke zu Strecke bräunliche, deutlich granulirte und kernhaltige Zellen liegen. Innerhalb dieser hellen Figuren lassen sich an günstigen Präparaten, namentlich an solchen, welche von Därmen mit Silberinjection in das Lumen hergestellt wurden, deutlich rothe, kernhaltige Blutkörper erkennen. Die hellen mäandrischen Figuren sind umrahmt von zarten deutlich wahrnehmbaren scharf contourirten Wandungen und stellen die Maschen eines reich entwickelten Capillarnetzes dar, während die kernhaltigen protoplasmatischen Zellen zwischen den Maschen des Cylinderepithels gelegen sind, wie sich an Querschnitten deutlich erweisen lässt.

Betrachtet man einen etwa aus der Mitte des Mitteldarmes entnommenen Querschnitt, so springt auf den ersten Blick das Vorhandensein eines Epithels ins Auge (Fig. 2). Unter demselben folgt die beträchtliche, mit zahlreichen Lymphzellen durchsetzte Mucosa, endlich die aus Ring- und Längsmuskelfasern bestehende Muscularis; an einzelnen Präparaten (so auch an dem in Fig. 2 wiedergegebenen) erschien es, als läge zwischen Ringmuskelschicht und Submucosa noch eine einfache dünne Schicht glatter Längsmuskulatur. Die Muscularis des Mitteldarmes besteht, wie schon Budge und nach ihm Leydig hervorhebt, aus glatten Muskelfasern, sodass die quergestreifte Muskulatur auf den Vorderdarm beschränkt erscheint. Das Epithel selbst erweist sich als ein

1) Morpholog. Jahrbuch. II. p. 445.



geschichtetes Cylinderepithel, dergestalt, dass die langen mit fadenförmigem unterem Ende versehenen Zellen (vergl. Fig. 6 b c d) oberflächlicher gelegen sind (Fig. 2 c), nach unten folgen mehr rundliche Zellen, dazwischen finden sich Becherzellen (Fig. 2 a), ganz zu oberst liegt eine continuirliche Schicht endothelähnlicher platter Zellen (Fig. 1, Fig. 2 d).

Die Blutgefässe nun durchbohren die Muscularis und verzweigen sich, häufig sinusartige Räume bildend, in der Submucosa, die Verzweigung ist eine äusserst zahlreiche, dichotomische und es steigen von hier aus die Capillaren in die Höhe, dringen in's Epithel ein, verzweigen sich dort in mannigfaltiger Weise und bilden ein im Epithel gelegenes dichtes Capillarnetz, so zwar, dass die Kuppen des Netzes ganz oberflächlich liegen, nur bedeckt von den platten oberflächlichen Zellen. Hierbei muss ausdrücklich hervorgehoben werden, dass im Bereich des Epithels die Capillaren nur von den ihnen eigenen Wandungen begrenzt werden, dass keinerlei bindegewebige Elemente mit ihnen zwischen die Epithelien eindringen. In Fig. 2, welche einem bei natürlicher Injection gehärteten Darme entnommen ist, lassen sich die rothen Blutkörperchen (b) unter der Oberfläche leicht erkennen, sie unterscheiden sich von den Epithelzellen deutlich durch ihre Grösse und Form. Weiter in der Tiefe finden sie sich innerhalb der Capillaren in allen durch Zusammenpressen veränderten Formen.

Von der Zahl und Verbreitung der Capillaren giebt Fig. 4 einen annähernden Begriff. Dieselbe giebt einen Schnitt von einem mit Richardson'schem Blau injicirten Darm wieder, welcher von einem unmittelbar unterhalb des Magens gelegenen Stück des Mitteldarmes entnommen wurde. (Die Muscularis wurde auf der Zeichnung fortgelassen.) Die Capillaren nun verlaufen innerhalb des Epithels mit eignen Wandungen versehen zwischen den Zellen, wovon man sich deutlich an Bildern überzeugen kann, wie sie nach Silberinjection in die vena portae erhalten wurden.

Fig. 5 giebt ein Stück der mucosa des unteren Theiles des Mitteldarmes nach Silberinjection wieder; man erkennt deutlich an den 3 innerhalb des Epithels gelegenen Capillaren die durch Silber gebräunten und scharf abgegrenzten Wandungen. Zwischen den Schlingen ist wiederum das Epithel deutlich nachweisbar.

Die Capillaren sind innerhalb der Epithelien meist eng, man

findet darum dort die Blutkörper in allen, durch Zusammendrücken entstandenen Formen; unter dem platten Epithel werden sie dann plötzlich Divertikel-ähnlich weit. Es scheint hier ein ähnliches Verhalten vorzuliegen wie Langer[1]) es von den Capillaren der Mundschleimhaut des Frosches beschreibt.

Beweiskräftig für die von mir angegebene Anordnung des Capillarnetzes und der Epithelien sind neben den in Fig. 1 wiedergegebenen Flächenbildern solche, wie man sie bei Schrägschnitten durch das Epithel erhält. Fig. 3 repräsentirt einen Schnitt, der nahezu als Flächenschnitt durch die Mucosa gelten kann. Nach oben zu sieht man die scharfe Grenze der durch die flachen Zellen gebildeten Schicht, dann sind deutlich die Wandungen der Capillaren zu erkennen, an einer Stelle noch mit Blutkörperchen erfüllt, ferner zwischen den Capillaren a die durchschnittenen Epithelzellen c.

Der Nachweis der Cylinderzellen gelang mir ebenfalls auf Isolationspräparaten, und zwar an allen Theilen des Mitteldarmes. Zur Isolation der Zellen benutzte ich ausser Ranvier's Alkohol (mit etwas Eosin vermischt) noch Müller'sche Lösung, verdünnte Chromsäure, monochromsaures Ammoniak, und die Kühne'sche Isolationsflüssigkeit. Die besten Resultate ergaben mir Müller'sche Flüssigkeit mit nachheriger Färbung mittels Carmin oder Eosin unter dem Deckglase.

Die Zellen zeigten demnach im Wesentlichen die Charactere der von F. E. Schulze[2]) und Edinger aus dem Darm der Teleostier beschriebenen Formen. Ich konnte jedoch die feinen fadenförmigen Ausläufer nicht, wie Edinger, bis in das unterliegende Bindegewebe verfolgen, der gestrichelte Porensaum war ebenfalls an den von mir aus dem Darm isolirten Zellen nicht nachweisbar, dagegen deutlich an Zellen, welche aus dem Magen erhalten waren. Was nun das platte Epithel anlangt, so gelingt es nur schwer dasselbe in Isolationspräparaten zu sehen, doch habe ich mehrere Male Zellen gefunden, die ich unzweifelhaft als solche aus der oberflächlichen Schicht platter Zellen ansprechen muss. Fig. 6 a. Dieselben erweisen sich als mehr weniger polygonale platte Zellen mit einem hellen Protoplasma und deutlichem Kern.

---

1) cf. a. a. O. 15.

2) cf. a. a. O. 12 u 5.

Ich halte somit die Existenz eines Epithels in dem Mitteldarm von Cobitis fossilis für erwiesen, indem ich mich berufe auf die drei aus dem oberen, mittleren und unteren Theil des Mitteldarms gegebenen Querschnittsbilder Fig. 4, 2. 5, andrerseits auf den Nachweis der Zellen in Isolationspräparaten.

Was nun die Bedeutung dieser zahlreichen Gefässverzweigungen anlangt, deren Vorhandensein bereits Treviranus[1]) und Carus[2]) bekannt war, so ist es notorisch, dass Cobitis fossilis häufig an die Oberfläche des Wassers kommt, um Luft einzuschlucken und sie dann per Anum wieder fortzulassen. Claus[3]) giebt als Characteristik aller Acanthopsidae an, dass sie sich des Darmes als Athmungsorgan bedienen. Ich habe die beiden andern deutschen Cobitisarten (barbatula und taenia) trotz vielfacher Bemühung nicht erhalten können, und wurde mir daher ein Vergleich mit unserem fossilis unmöglich. Cob. barbatula scheint sich aber nach den Angaben von R. Wagner[4]) und Cuvier[5]) auch durch die makroskopischen Anordnungen des Darmes von unserem Cob. fossilis zu unterscheiden. In Bezug auf das Vermögen unseres Fisches, lange Zeit ausser Wasser in feuchtem Schlamm zu leben, führen Heckel und Kner[6]) dasselbe auf die Enge der Kiemenspalte zurück; ohne auf die Darmathmung aufmerksam zu machen.

Bereits Erman[7]) machte auf Grund seiner Untersuchungen über die Darmluft von Cobitis auf die respiratorische Thätigkeit des Mitteldarmes bei diesem Fische aufmerksam, und führt ausdrücklich an, dass dieser Vorgang kein interimistischer sei, sondern nothwendig die Kiemenrespiration unterstützen müsse „um die verhältnissmässig grossen Blutmengen dieses Fisches zu beleben" und „die secundäre Funktion einer Lunge nebenbei verrichte". Leydig[8]) machte nach seinen Untersuchungen auch wieder auf den grossen Reichthum an Capillaren und deren Beziehung zur Athmung aufmerksam. Nach den ausführlichen eudiometrischen

1) cf. a. a. O. 16. p. 395.
2) cf. a. a. O. 17.
3) cf. a. a. O. p. 862.
4) cf. a. a. O. 18. p. 265. 267.
5) cf. a. a. O. 4. p. 17.
6) cf. a. a. O. 6. p. 300.
7) cf. a. a. O. p. 112.
8) a. a. O. p. 6. u. 8. p. 311.

Versuchen von Baumert[1]) enthält die per anum ausgeschiedene Luft Kohlensäure und Stickstoff, sodass eine Athmung durch den Darm erwiesen ist. Am Schlusse seiner Abhandlung theilt derselbe Beobachtungen von Siebold's mit, aus welchen hervorgeht, dass Cobitis taenia wie fossilis in sauerstoffreichem Wasser vorwiegend Kiemenathmung haben, in schlechterem Wasser die Darmathmung zu Hülfe nehmen.

Edinger glaubte nun annehmen zu können, dass eine Resorption der Darmcontenta unter dem hohen Luftdruck innerhalb des Darmes direct in das Blut der Capillaren eintrete, dass mithin dem Cobitis fossilis ein Chylusgefässsystem abgehe. Dieser Negation eines Chylusapparates kann ich keine positiven Angaben entgegenstellen, da ich meine Untersuchungen nicht auf das Lymphgefäss- und Chylusgefässsystem ausgedehnt habe; zumal Einstichinjectionen wohl wegen der Dünne der Darmwandung und des colossalen Blutgefässreichthums aussichtslos gewesen wären, da man stets die Gefässe gefüllt haben würde. Aus demselben Grunde kann ich über die von Edinger beschriebenen perivasculären Lymphräume bei unserem Cobitis nichts aussagen.

Meiner Ansicht nach tritt die Resorption der Nahrungsstoffe wesentlich bereits im Magen ein, da der Mitteldarm meist leer von Contentis getroffen wird; da nun aber neben den Capillarverzweigungen noch ein Epithel im Mitteldarm vorhanden, so ist nicht einzusehen, weshalb für diesen Abschnitt des Darmtractus die Resorbirungsfähigkeit ausgeschlossen, und ein erhöhter atmosphärischer Druck angenommen werden müsse zur Erklärung der Resorption. Das Bestehen eines höheren Luftdruckes innerhalb des Darmes halte ich nicht für erwiesen, indem das pfeifende Geräusch beim Entweichen der Luft einfach auf Muskelwirkung zurückzuführen ist. Neben der geringeren aber doch in gewöhnlicher Weise vor sich gehenden Resorptionsthätigkeit dient der Darm wesentlich der Respiration, wie sich auch leicht beobachten lässt, dass nach Einschlucken der Luft die Kiementhätigkeit mehr weniger sistirt, oder langsamer wird. Für diese Thätigkeit des Darmes spricht auch die Anordnung der Capillaren innerhalb des Epithels, Verhältnisse wie sie z. B. ebenso in der Amphibienlunge gefunden werden (F. E. Schulze[2]). Ich besitze Schnitte von Luftgängen

1) a. a. O. 1.

2) cf. a. a. O. 13. p. 480.

der Froschlunge, welche ceteris paribus nahezu gleiche Bilder geben, wie die Mucosa des Cobitisdarmes. Auch hier findet man zwischen den Capillaren, welche allerdings bedeutend weiter sind, ein Cylinderepithel und über beiden ein plattes Epithel. Woher dieses letztere im Mitteldarm von Cobitis fossilis stamme und ob es von vorn herein als platte Epithelschicht angelegt werde, darüber könnten nur Untersuchungen an embryonalem Material Aufschluss geben. Leider stand mir solches nicht zu Gebote, da meine Cobitis in der Gefangenschaft nicht laichten, und muss ich daher diese Lücke offen lassen.

Literatur.

1. M. Baumert, Chemische Untersuchungen über die Respiration des Schlammpeitzgers, Cobitis fossilis. Heidelberg 1852.

2. Budge, Quergestreifte Muskelfasern im Magen von Cobitis fossilis. Medizin. Zeitg. d. Vereins f. Heilkunde in Preussen 1847. No. 1.

3. Claus, Grundzüge der Zoologie. 2. Aufl. 1872.

4. Cuvier et Valenciennes, Histoire naturelle des poissons T. 18. Paris-Strasbourg 1846.

5. L. Edinger, Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmes. Arch. f. mikrosk. Anat. XIII.

6. Heckel und Kner, Die Süsswasserfische der österreichischen Monarchie. Leipzig 1858.

7. Leydig, Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger. Cob. fossil. Lin. Müller's Arch. 1853.

8. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere 1857.

9. J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie. IV. Halle 1829.

10. Melnikow, Ueber die Verbreitungsweise der Gefässe in den Häuten des Darmcanales der Lota vulgaris Cuv. Reichert u. Du Bois-Reymonds Archiv 1866.

11. Molin, Sulle tonache muscolari del tuba intestinale del pesce denominato Tinca chrysitis. Sitzungsber. d. kaiserl. Academ. d. Wissensch. mathemat.-naturw. Klasse IV. 1850.

12. F. E. Schulze, Epithel und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. III.

13. F. E. Schulze, Die Lungen. Stricker's Handbuch von der Lehre von den Geweben. I. Leipzig 1872.

14. Stannius, Handbuch der Zootomie. 2. Auflage 1854.

15. Langer, Ueber das Lymphgefässsystem des Frosches. Sitzungsber. d. k. k. Acad. der Wissensch. 55. Bd. 1. Abth.

16. G. R. Treviranus, Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte. Göttingen 1814. Bd. IV.

17. C. G. Carus, Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. Leipzig 1834. 2. Theil.

18. Rud. Wagner, Lehrbuch der Zootomie. Leipzig 1843. 1. Theil. Anatomie der Wirbelthiere.

19. Erman, Untersuchungen über das Gas in der Schwimmblase der Fische und über Mitwirkung des Darmcanales zum Respirationsgeschäft bei der Fischart Cobitis fossilis. Gilbert's Annalen der Physik XXX. p. 112. 1808 (citirt nach Baumert).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII.

Fig. 1. Flächenbild aus der unteren Hälfte des Mitteldarmes von cobitis fossilis. $^1/_4$% Silber auf die Oberfläche. — Die linke Hälfte bei oberflächlicher Einstellung zeigt die dunklen Linien der Kittleisten zwischen den platten Zellen. Die rechte Hälfte bei tieferer Einstellung zeigt bei a die hellen mäandrischen Figuren der Capillaren, sowie die Epithelzellen. b. Zeiss Immers. K. Oc. 1.

Fig. 2. Querschnitt durch den mittleren Theil des Mitteldarmes von cob. fossilis; Härtung in $^1/_4$% Chromsäure. Hämatoxylin. A Epithel. B Mucosa und Submucosa. C Muscularis. a Becherzellen b Rothe Blutkörperchen in den divertikalartigen Kuppen der Capillarschlingen. c. Cylinderepithel d oberflächliche Schicht platter Zellen. e grosse Blutgefässe (Venen) z. Th. mit Blutkörperchen als Inhalt. Zeiss Immers. J. Oc. 3.

Fig. 3. Schrägschnitt durch die mucosa des Mitteldarmes mittlerer Theil. Alkohol. Carmin. Glycerin. a Capillarräume. b dergl. mit Blutkörpern. c Epithelzellen zwischen den Capillaren. d mucosa. Leitz. Immers. X. Oc. 1.

Fig. 4. Injection mit Richardsonschem Blau. Oberer Theil des Mitteldarms dicht unter dem Magen. Alkohol Pikrocarmin. Die muscularis wurde nicht mitgezeichnet. Zwischen den Capillaren deutlich die Cylinderepithelzellen a. über den Kuppen die platten Zellen b. Zeiss DD. Oc. 2.



Fig. 5. Schnitt durch den untern Theil des Mitteldarmes. Gefässinjection mit 1/4 % Silber. a Capillaren. b. Epithelzellen. In der Zeichnung ebenfalls die muscularis fortgelassen. Zeiss Immers. K. Oc. 1.

Fig. 6. Isolationspräparate. Ranviers Alkohol und Müllersche Lösung. a platte Epithelzellen. b c d Zellen der tieferen Schicht; Leitz Immers. X. Oc. 1.

Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere.

Von

Dr. **A. Goette,**

Professor in Strassburg.

II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge.

(Vgl. diesen selben Band weiter oben.)

---

2. Die Ganoiden (Taf. XXVIII).

Ich lasse hier auf die Cyklostomen die Ganoiden folgen, weil ich von den letzteren nur den Stör selbst untersuchen konnte, dessen Wirbelsystem ungleich einfacher gebaut ist als dasjenige der Selachier.

Der gröbere Bau der Wirbelsäule des gemeinen Störs (Accipenser sturio) ist bekanntlich zuerst und ausführlich von v. Baer mitgetheilt worden (No. 2), den Meckel (No. 24 S. 193 f.) und J. Müller (No. 25 S. 85, 86) im Wesentlichen bestätigten; histiologische Einzelheiten verdanken wir insbesondere den Untersuchungen Leydig's, Kölliker's und Gegenbaur's (No. 6, 20, 21, 22).

An der Wirbelsäule des Störs lassen sich ohne weiteres ein cylindrischer, weicher und durch ihre ganze Länge ungegliedert verlaufender axialer Strang und diskrete obere und untere dem-

selben angefügte Knorpelstücke unterscheiden (Taf. A Fig. 5). Jener Strang oder die Wirbelsaite ist beim Stör ziemlich ebenso gebaut wie bei den Cyklostomen. Die Rinde des Gallertkörpers (Fig. 6) enthält allerdings eine etwas regelmässigere Zellenschicht als bei den Neunaugen, welche daher Leydig epithelartig nennt (No. 22 S. 4 Taf. I Fig. 4); das übrige Gewebe des Gallertkörpers besteht aber nicht aus grossen, runden Zellen (Leydig u. A.), sondern aus dem von mir schon häufiger beschriebenen Fachwerk, welches gerade an jener Rindenschicht sehr dicke Wände und sehr kleine Hohlräume zeigt, von denen die ersteren zum Theil mit der anstossenden Zellenmasse zusammenzuhängen scheinen (Fig. 6). Diese Auffassung wird ganz wesentlich unterstützt durch die Befunde an der embryonalen Wirbelsaite von Accipenser ruthenus. Die allererste Entwickelung ihres Gallertkörpers habe ich zwar nicht untersuchen können; es ist aber doch sehr wahrscheinlich, dass er ebenso entsteht wie derjenige der Teleostier, dessen Bildung ich genau verfolgt habe (No. 13 S. 415). Dort treten in den scheibenförmigen Zellen des anfangs ganz soliden Chordastranges mit heller Flüssigkeit gefüllte Vakuolen auf, welche sich so sehr erweitern, dass die zwischen ihnen gelegenen Zellentheile in einfache Scheidewände verwandelt werden, während die Kerne theils in die letzteren eingeschlossen werden, theils mit geringen Protoplasmaresten an denselben hängen bleiben. An der Peripherie verbinden sich die von der Vakuolenbildung dort übriggebliebenen Zellenreste zu einer dünnen, mit eingestreuten Kernen versehenen Protoplasmaschicht (protoplasmatische Rindenschicht), in welcher die Scheidewände mit breiter Basis wurzeln. Am Schwanzende der von mir untersuchten Störjungen war jener Process noch nicht vollendet: statt dünner Scheidewände zeigten sich im Gallertkörper noch vielfach dickere Schichten von ganzen Zellen, welche auch an der Peripherie angehäuft lagen (Fig. 7). Der Rumpftheil derselben Chorda, welcher bekanntlich in der Umbildung den hinteren Partien stets vorauseilt, besass bereits eine nicht zellige, nur mit spärlichen Kernen durchsetzte und unmittelbar in die Scheidewände sich fortsetzende Protoplasmaschicht (Fig. 8). Wenn daher später eine epithelartige dichte Zellenlage an Stelle dieser Schicht tritt, so ist dieselbe eine epigonale Neubildung, wahrscheinlich hervorgegangen durch Zellenbildung um die in der Protoplasmaschicht eingebetteten Kerne. Diese Zellenlage hängt aber offenbar

mit dem bei den Stören fortdauernden Wachsthum des Gallertkörpers zusammen; denn da er bei den Embryonen durchweg aus grossen polygonalen und dünnwandigen Fächern in relativ geringer Zahl besteht, wie sie in der ausgewachsenen Chorda bloss im centralen Theil vorkommen (Fig. 1—3, 8), so müssen die kleinen peripherischen Fächer der letzteren (Fig. 6) in jener Zellenlage nachträglich entstehen und unter stetiger Vergrösserung insofern relativ nach innen vorrücken, als nach aussen von ihnen immer neue Fächer entstehen. Damit stimmen auch die dicken Scheidewände dieser jüngsten peripherischen Fächer, wie ich solche auch in dem noch unfertigen embryonalen Gallertkörper antraf (Fig. 7). Auch versteht sich daraus die Bildung jener senkrechten oder queren „Bänder" in der Mitte der ausgewachsenen Wirbelsaiten (Fig. 1—3), welche den embryonalen Organen noch fehlen, also nicht Reste ursprünglicher Bildungen (W. Müller), sondern erst sekundär entstanden sein können; nach der eben ausgesprochenen Auffassung vom Wachsthum des Gallertkörpers würden sie eben dadurch entstehen, dass die ältesten centralen Fächer, nachdem sie das Ende ihrer Entwickelung erreicht, von dem centripetal wirkenden Druck der wachsenden peripherischen Masse zusammengepresst werden. Endlich mag schon hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass mit jener Auffassung die Thatsache gut übereinstimmt, dass das Wachsthum der Chorda und die Dauer ihrer Selbstständigkeit mit der Stärke und dem Zellenreichthum der Rindenschicht ihres Gallertkörpers in einem geraden Verhältniss steht: den höchsten Grad erreicht daher die Entwickelung der letzteren bei den Cyklostomen und Stören, nimmt bei den Plagiostomen besonders in den im Wachsthum zurückbleibenden vertebralen Abschnitten, weniger den intervertebralen ab (vgl. das folgende Kapitel und Taf. XXIX Fig. 24) und bleibt bei den meisten Teleostiern, Amphibien und Amnioten, wo die Chorda frühzeitig atrophirt, auf der embryonalen Bildungsstufe stehen. — Der eben dargestellte Entwickelungsgang des chordalen Gallertkörpers findet übrigens die vollste Bestätigung bei den Plagiostomen, worüber die folgende Abhandlung Aufschluss geben wird.

Der Gallertkörper der Chorda wird beim Stör von einer dicken Scheide umschlossen, welche, wie Leydig zuerst bekannt gab, aus zwei Schichten besteht, der gallertig fibrillären innern Hauptmasse ohne weitere Formelemente und einem dünnen elastischen

Oberhäutchen. Gegenbaur bemerkt dazu: „die Aussenfläche der Elastica zeichnet sich durch Kalkconcremente aus, welche blattartige gelappte Contouren besitzen. Sie strahlen von scharfumschriebenen meist ovalen Stellen aus, welche sie ringförmig wie Verkalkungen um Knorpelzellen umziehen“ (No. 6 S. 375). Da ich an meinem kleineren Exemplar diese Konkremente vermisste, dürften sie wohl erst im späteren Alter auftreten; die „ovalen Stellen“ sind aber wahrscheinlich die grossen ovalen Löcher, welche ich an jener Haut deutlicher als an irgend einer anderen derartigen Elastica sehe, trotzdem aber von den genannten Autoren nicht erwähnt finde. Die bisher nur von Kölliker (No. 20 S. 194) bei Accipenser wie überhaupt bei allen Ganoiden gesehene Elastica interna zwischen dem Gallertkörper und der beschriebenen Scheide kann ich ebensowenig wiederfinden als es Leydig und Gegenbaur gelang. Da die Textur dieser Scheide mit derjenigen der primären inneren, nachweislich von der Oberfläche des Gallertkörpers selbst abgeschiedenen Chordascheide anderer Wirbelthiere übereinstimmt, so wird auch eine ähnliche Genese und Bedeutung derselben als kutikulare Chordascheide wahrscheinlich. Auch besassen meine Sterletjungen um den Gallertkörper herum bereits eine dünne strukturlose Scheide (Fig. 7, 8), auf welcher die warzenförmigen Anlagen der Bogenknorpel aufsassen; an so jungen Geschöpfen kann jene Scheide aus der vorgeschrittenen Rückbildung einer dem Gallertkörper von aussen angelagerten Zellenschicht keinesfalls erklärt und nur als Kutikularbildung des ersteren aufgefasst werden, welche aber alsdann wegen der Anlagerung der Bogenknorpel mit der Scheide der erwachsenen Störe identisch wäre.

Von den knorpeligen Stücken der Wirbelsäule des Störs erwähne ich zuerst die oberen Bögen, deren Verhalten v. Baer ganz zutreffend geschildert hat (No. 2 S. 19—21). Sie sitzen in korrespondirenden Paaren und mit den Muskelsegmenten übereinstimmend jederseits an der Oberseite der Chorda, wo ihre Basen in der Medianlinie sich nicht berühren und in sagittaler Richtung durch die doppelten Interkalarknorpel getrennt werden (Fig. 1—5). Die letzteren sind selbstständige Stücke, welche, nach den Embryonen zu schliessen, viel später als die Bögen in deren untern Zwischenräumen entstehen. Ueber dem Rückenmark stossen die sich aufwärts verbreiternden Bögen von beiden Seiten zu-

sammen, verschmelzen aber dort entweder gar nicht oder nur im hintersten Abschnitte der Fuge, um sich seitlich von derselben noch weiter aufwärts und schräg rückwärts fortzusetzen. So entsteht zwischen den klaffenden Enden der oberen Bögen über dem Rückenmarkskanal eine fortlaufende tiefe Rinne, welche erst in der hinteren Schwanzgegend flach wird (Fig. 1). In dieser Rinne ruht das in der ganzen Länge der Wirbelsäule kontinuirliche elastische Band, im Rumpfe mehr hoch als breit, und in Bündel getheilt, im Schwanze fester und von oben zusammengedrückt. Die Rinne wird nun theils durch die sogenannten Dornfortsätze (Fig. 2, 3, 5 f.), deren Basen zwischen die klaffenden hinteren oberen Enden jedes Bogenpaars sich einfügen, theils durch die Sehnenhaut abgeschlossen, welche von der oberen medianen, jene Dornfortsätze einschliessenden Sehnenplatte ausgehend, jederseits die Bögen und Interkalarknorpel kontinuirlich überzieht. Indem sich diese Sehnenhaut von dort aus auf die freien Seiten der Chordascheide und die unteren Knorpelstücke fortsetzt und zugleich mit allen seitlichen Zwischenmuskelbändern zusammenhängt, um endlich am Bauchfell (Rumpf) oder in der unteren medianen Sehnenplatte (Schwanz) auszulaufen, zeigt sie in ihren Lagebeziehungen eine vollkommene Uebereinstimmung mit der Sehnenhaut der Cyklostomen, welche sich uns als eine ausserhalb des Skeletsystems bestehende Bildung ergab (No. 14). Zwischen ihr und der Chorda fand ich beim Stör auch etwas lockeres Bindegewebe; da aber dasselbe keine zusammenhängende Schicht um die ganze Wirbelsaite bildet, kann ich es für die Andeutung einer sekundären äusseren Chordascheide nicht halten.

Die oben erwähnten sogenannten Dornfortsätze der Störe (Fig. 2, 3, 5 f.) verdienen diesen ihren Namen, insofern dadurch eine Zugehörigkeit zum Bogensystem ausgedrückt sein soll, nicht. Sie sind einmal durchweg und beständig von den Wirbelbögen getrennt (vgl. No. 2 S. 20) und liegen ferner als einfache unpaare Stäbe über dem oberen Wirbelkanal, während die zuerst als Dornfortsätze bezeichneten Theile der Teleostier theils eine direkte Verbindung der oberen Bogenenden über dem oberen Wirbelkanal, theils bloss eine dichte Aneinanderlagerung derselben darstellen, und die Bogenverbindungen der Plagiostomen lediglich unter dem Längsbande stattfinden. Den Dornfortsätzen der Teleostier entsprechen also nur die über dem Längsbande klaffenden Bogenenden

der Störe, und die Bogenverbindungen der Plagiostomen können nur mit dem Schluss des eigentlichen Rückenmarkskanals der Störe verglichen werden. Die vermeintlichen Dornfortsätze der letzteren stimmen dagegen nach Form und Lage mit den Flossenträgern z. B. der Haie überein, wo dieselben bis zu den Wirbeln hinabreichen (Taf. XXX Fig. 31). Und eine solche Vergleichung lässt sich sogar noch weiter begründen. Im Bereich der Rückenflosse der Störe schliessen sich die gegliederten Flossenträger jenen vermeintlichen Dornfortsätzen so unmittelbar an, dass diese nur als die untersten Glieder der ersteren erscheinen (Fig. 5); und wo deren Zahl diejenige der Wirbel übertrifft, reichen die zwischen zwei „Dornfortsätze“ gleichsam eingeschalteten Flossenträger ebenfalls bis zu den oberen Kanten der Wirbelbögen hinab, sodass zwischen einem „eigentlichen Dornfortsatz“ und einem Flossenträger kein Unterschied bestände. Immerhin könnte gegen die Vereinigung dieser Stücke zu einem Skeletapparat eingewendet werden, dass, da ausser dem Bereich der Rückenflosse keine gegliederten Wiederholungen jener unzweifelhaften Flossenträger, sondern nur die einfachen und relativ kurzen Schlussstücke des oberen Wirbelkanals vorkämen, diese namentlich in Abwesenheit von zugehörigen Flossenbildungen als Flossenträger nicht gedeutet werden könnten, und dass ihre Verbindung mit dem räumlich beschränkten Flossenskelet nur eine sekundäre sei und genetischer Beziehungen ermangele. Anders gestaltet sich aber die Sache, sobald wir uns den embryonalen Zuständen zuwenden. An etwa 1½ cm langen Störjungen (Accipenser ruthenus) lagen an Stelle der eben erwähnten gegliederten Flossenträger und der davon etwa zu unterscheidenden Schlussstücke des oberen Wirbelkanals einfache Knorpelstäbchen zwischen dem letzteren und der Basis der späteren Rückenflosse und die davor und dahinter befindlichen ganz gleichen, nur etwas niedrigeren Schlussstücke des oberen Wirbelkanals bildeten daher eine blosse Fortsetzung jener einfachen Flossenträger, erschienen ihnen durchaus homolog. Die sogenannten Dornfortsätze der Störe erweisen sich sonach im Bereiche der späteren Rückenflosse als Theile der Flossenträger und ausserhalb derselben als Homologa der letzteren, haben also jedenfalls, abgesehen von äusseren Aehnlichkeiten, mit den ganz getrennt und unabhängig von den Flossenträgern gebildeten Dornfortsätzen der andern Fische nichts zu thun. Am interessantesten erschien mir

aber der Befund an denselben Störjungen, dass jene einfach bleibenden Flossenträger ausserhalb des Bereichs der späteren Rückenflosse auch als solche funktionirten. Es ist freilich von vielen Fischen bekannt, dass die unpaare Flossenbildung in der ersten häutigen Anlage nicht auf die Ausdehnung der späteren Rückenflossen beschränkt ist, sondern sich kontinuirlich über den Rücken erstreckt; eine ähnliche Fortsetzung der später auf die vordere Schwanzgegend beschränkten Rückenflosse der Störe auf die ganze vordere Rückengegend wäre daher eine gewöhnliche Erscheinung, wenn diese Fortsetzung lediglich häutig bliebe. Dieselbe war aber nicht nur ebenso wie der hintere, die bleibende Rückenflosse darstellende Abschnitt von haarfeinen und dichtgestellten elastischen Fäden, sondern auch von zehn starken und relativ hohen knöchernen Strahlen gestützt, welche bei einer konischen Gestalt mit nach hinten gekrümmter Spitze vollständig hohl waren und deren verbreiterte Basen unmittelbar über den kleinen knorpeligen Flossenträgern lagen (Fig. 9). Es besassen also jene Störjungen in der ganzen Länge des eigentlichen Rumpfes eine vollkommene und starke Rückenflosse, während die Strahlen der in der Schwanzgegend befindlichen bleibenden Rückenflosse noch nicht fertig gebildet waren. In der Folge verschwindet nun allerdings jene vordere Rückenflosse als solche, nicht aber zugleich ihre starken Knochenstrahlen; denn es scheint mir zweifellos, dass dieselben, während der sie verbindende Hautsaum atrophirt, durch überwiegende Ausbreitung ihrer unteren Hälfte sich in die grossen dorsalen Knochenschilder des erwachsenen Thieres verwandeln. Dafür spricht die gleiche Lage auf den Flossenträgern, die annähernd gleiche Zahl (10 Strahlen — c. 12 Schilder), und endlich die gleiche Form von hohlen nur in der relativen Höhe verschiedenen Kegeln mit rückwärts gekrümmter Spitze, wozu noch der Umstand kommt, dass bekanntlich jüngere Störe relativ höhere Schilder haben als die alten, also die allmähliche Abplattung auf eine usprüglich schlanke Gestalt derselben schliessen lässt.

Diese dorsalen Schilder des Störs, welche übrigens vor allen anderen Hautknochen des Rumpfes auftreten, beweisen also durch ihre Entwickelungsgeschichte die nahen Beziehungen zwischen den knöchernen Flossenstrahlen und einfachen Hautknochenschildern, sowie überhaupt die geringe morphologische Selbstständigkeit der Hautknochen, welche ihre Bedeutung erst durch die Theile er-

halten, denen sie sich anpassen. Jener Befund an den Störjungen kann aber auch für die Systematik Verwendung finden, indem die Störe dadurch Beziehungen offenbaren nicht nur überhaupt zu den Ganoiden mit einer langen oder zwei Dorsalen (Crossopterygii) sondern insbesondere zu den fossilen Coelacanthini, welche ebenfalls durch hohle Flossenstrahlen und eine persistente Chorda sich auszeichnen.

Die unteren Wirbelbögen des Störs verhalten sich in ihren Beziehungen zur Wirbelsaite und zur Muskulatur ähnlich wie die oberen (Fig. 1—5). Mit breiten Basen sind sie unmittelbar an der Chardascheide befestigt und wachsen an der Innenseite der unteren Muskelmasse hinab, deren Sehnenhaut sie aussen überzieht; zwischen ihren Rändern befinden sich ebenfalls einfache oder doppelte Interkalarknorpel. Die weitere Ausbildung dieser Bögen wechselt nun in den verschiedenen Körpergegenden, sodass, um die Homologie in den einzelnen Stücken festzustellen, es sich empfiehlt am Schwanzende[1]) anzufangen, wo die Verhältnisse am einfachsten liegen. — Die allgemeine Topographie dieser Gegend zeigt eine genaue Wiederholung dessen, was schon von den Neunaugen gesagt ist (Fig. 1); die Kaudalgefässe liegen also inmitten eines im Durchschnitt annähernd dreieckigen Raumes, dessen Basis von der Wirbelsaite, die abwärts konvergirenden Seitenwände von den unteren Hälften der Seitenmuskeln gebildet werden. Die zwischen den Gefässen und den Muskeln liegenden unteren Wirbelbögen konvergiren daher nach unten und vereinigen sich unter der Vena spitzbogenförmig zu einem breiten Dorn, welcher sehr stark rückwärts gebogen ist (Fig. 1, 5). An der Grenze von Arterie und Vene entsendet jeder Bogen einen dünnen Fortsatz in das quere beide Gefässe scheidende Band, welche beiden Fortsätze sich aber dort noch nicht erreichen (Fig. 1). Dies geschieht erst etwas weiter vorn, wo der Kaudalkanal durch eine dünne Knorpelbrücke vollständig in zwei Gefässräume getheilt wird. An den gleichen embryonalen Bögen fehlt diese quere Knorpelbrücke; dadurch erweist sie sich als eine sekundäre Bildung, welche nach ihrem unvollkommeneren Zustande in der hintersten Schwanzgegend zu schliessen, durchweg aus horizontalen, median-

1) Die äusserste Schwanzspitze ist hier nicht weiter berücksichtigt worden.

wärts gegeneinander gerichteten Auswüchsen beider Bogenhälften hervorgeht. An der Decke des Aortenkanals befindet sich eine merkwürdige bandartige Bildung, welche bald platt an die Wand gedrückt ist, bald in die Lichtung des Kanals hineinragt (Fig. 1, 2); ihre Bedeutung ist mir nicht klar geworden.

In der vorderen Schwanzgegend erreichen die Bögen, welche in Folge der Verbreiterung beider Gefässstämme etwas weniger konvergiren, nicht mehr die Länge, um sich unter der Vene zu verbinden, sodass von der dicken queren Verbindungsbrücke an jederseits nur ein kurzer Fortsatz die Vene umgreift, diese also nicht in einem Kanal, sondern in einer Rinne ruht, welche abwärts nur von den beiden Blättern der Sehnenhaut abgeschlossen wird (Fig. 2). Jene freien Bogenenden sind in den frisch ausgeschlüpften Jungen ebenfalls schräg rückwärts gerichtet; indem aber der Haupttheil jedes Bogens sagittal zu einer breiten Platte auswächst, erscheinen jene Enden nur als die stärker vorspringenden hinteren Ecken des unteren Bogenrandes (Fig. 5). Beim Uebergange aus dem Schwanze in den Rumpf ist die Veränderung der unteren Bögen viel geringer als bei anderen Fischen, weil dieselben schon in der vorderen Schwanzgegend unten breit auseinanderstehen. Dies nimmt nun im Rumpfe so weit zu, dass sie abwärts divergiren, was natürlich damit zusammenhängt, dass dort an Stelle der Kaudalvene die Nieren und weiterhin die ganze Leibeshöhle unter dem Aortenkanal liegen (Fig. 3. 4). Der letztere bleibt sich bis auf die Verbreiterung und die konvexe Ausbiegung seiner unteren Wand bis in die vorderste Rumpfgegend ganz gleich; erst dort wird diese Wand oder die quere Verbindungsbrücke der unteren Bögen wieder unvollständig wie in der hinteren Schwanzgegend, indem die beiderseitigen queren Fortsätze der Bögen sich in der Mitte nicht erreichen und die dadurch entstandene Lücke des Aortenkanals nur durch Bandmasse verschlossen wird[1]). An der Bildung dieses Kanals betheiligen sich ebenfalls Interkalarknorpel.

Die vom Aortenkanal abwärts frei auslaufenden ursprünglichen Enden der unteren Bögen sind an den hintersten Rumpfwirbeln noch so gebildet wie an der Schwanzwurzel, als die etwas

1) v. Baer (N. 2 S. 21) und Stannius (N. 30 S. 20) scheinen nur einen vollständig von Knorpel umschlossenen Aortenkanal, J. Müller (N. 25 S. 85) nur dessen unteren Verschluss durch Bandmasse zu kennen.

vorragenden hinteren Ecken des unteren Bogenrandes (Fig. 5). Unmittelbar davor sind sie aber als kleine rundliche oder stabförmig verlängerte Knorpel abgegliedert, deren Homologa sich also rückwärts bis in die zu Dornfortsätzen verschmolzenen unteren Bogenhälften des Schwanzes verfolgen lassen. Allerdings habe ich die Abgliederung dieser Knorpel oder der „Rippen" aut. vom übrigen Bogentheil oder der Bogenbasis, also ihre Bedeutung als Abschnitte der ursprünglichen unteren Bögen nicht unmittelbar beobachtet; die Zweifel, welche daher trotz des Verhaltens der durchaus gleichwerthig erscheinenden Folgestücke gegen jene Auffassung erhoben werden könnten, werden aber dadurch beseitigt, dass bei den Teleostiern der anfängliche Zusammenhang und die spätere Trennung der zweifellos gleichen Stücke wie beim Stör thatsächlich beobachtet ist. Ich kann demnach die Ansicht J. Müller's nicht theilen, dass in den kaudalen unteren Bögen des Störs lediglich die Rippenträger des Rumpfes (untere Bogenbasen) aber keine Homologa der Rippen enthalten seien (N. 27 S. 200. 201). Die letzteren sind wie gesagt in der hintersten Rumpfgegend klein und sehr ungleich (vgl. v. Baer N. 2 S. 24)[1]; je weiter nach vorn desto länger werden sie, erstrecken sich alsdann an der Innenfläche der Muskulatur zwischen dieser und dem Bauchfell abwärts und auswärts und sind in ihrem Mittelstück von einer glatten Knochenrinde umgeben. Bei ihrem schräg nach hinten gerichteten Verlauf kommen sie natürlich in regelrechten Querdurchschnitten nicht zur Ansicht, sondern nur in entsprechend schrägen Durchschnitten (Fig. 4). In der vordersten Rumpfgegend rücken die unteren Bogenbasen an den Seiten der Chorda soweit hinauf, dass sie die oberen Basen erreichen. Ganz vorn schiebt sich der Basilarknochen des Schädels mit seinen beiden Schenkeln zwischen die unteren Bogenbasen und die „Rippen", bez. deren vertebrale Enden; dass dies eine sekundäre Erscheinung ist, geht schon daraus hervor, dass jener Knochen an jüngeren Thieren die Verbindung jener beiden Knorpelstücke noch nicht völlig getrennt hat.

1) Gegenbaur spricht von einem Zerfall der hintersten Rumpfrippen in mehre zusammenliegende Stücke (N. 6 S. 410). Dies mag, wo es vorkommt, die Unterscheidung der kostalen Theile und der anliegenden Interkalarknorpel erschweren; an meinen Exemplaren habe ich jene Unregelmässigkeit nicht beobachtet.

Gerade so wie die eigentlichen Störe verhält sich hinsichtlich des Wirbelsystems nach J. Müller Scaphirhynchus (N. 27 S. 205), nach Wagner (N. 31) auch Spatularia, sodass in dieser Beziehung der Stör als Vertreter aller Knorpelganoiden gelten kann. Versuchen wir die obigen Befunde an seinem Wirbelsystem vergleichend zu verwerthen, so zeigt dasselbe zunächst im wesentlichen die gleichen embryonalen Grundlagen, welche schon von den Neunaugen angeführt wurden, nämlich 1. die Wirbelsaite mit ihrer primären, kutikularen Scheide und 2. die diskreten Wirbelbögen und Interkalarstücke, von denen aber beim Stör durchweg auch untere vorhanden sind. Da nun bei den Selachiern, Teleostiern, Amphibien und Amnioten noch eine andere embryonale Grundlage dazu kommt, die äussere zellige (sekundäre) Chordascheide, welche den vorhin genannten Fischen fehlt, so lässt sich der Bau ihres Wirbelsystems demjenigen der übrigen Vertebraten auch nicht im allgemeinen gleichstellen. J. Müller that den Ausspruch (N. 25 S. 86): „Der Zustand der Wirbelkörper des Störs ist durchaus derjenige des Foetus der Knochenfische“, — eben weil er die äussere Chordascheide der Teleostierembryonen, freilich ebenso wie seine Nachfolger, übersah. Der bezeichnete Unterschied zwischen den Cyklostomen und Stören einerseits und den übrigen Vertebraten anderseits ist aber insofern von grosser Bedeutung, als die kontinuirliche äussere Chordascheide der letzteren die eigentliche ursprüngliche Anlage der perichordalen Wirbelkörper darstellt (primäre Wirbelkörper), während die Betheiligung der Wirbelbogenbasen am Aufbau der definitiven Wirbelkörper jedenfalls eine sekundäre Erscheinung und zum Theil sehr beschränkt ist, sodass die Wirbelbogenbasen namentlich von der Zusammensetzung der intervertebralen Theile, auf deren Entwickelung die Absonderung der einzelnen Wirbelkörper von einander beruht, ganz ausgeschlossen bleiben. Nur so lange dies unbekannt war, konnte man die Summe der vier Wirbelbogenbasen eines Segments, die „vier Wirbelelemente“ v. Baer's und J. Müller's, für die Anlage des ganzen perichordalen Wirbelkörpers halten und demnach auch von wirklichen Wirbelkörpern des Störs sprechen. Mag nun die Anlage einer äusseren Chordascheide auch nicht ausnahmslos die Bildung gesonderter Wirbelkörper zur Folge haben, wie wir dies bei Chimaera sehen, so sind doch nach dem Gesagten echte Homologa derselben dort gar nicht zu erwarten, wo eine solche Chor-

dascheide vollständig fehlt. Daher können in dieser Beziehung die Neunaugen und Störe mit Recht den anderen Vertebraten gegenüber gestellt und von einander lediglich durch die verschiedene Verbreitung und Ausbildung der ihnen allein zukommenden festen Theile des Wirbelsystems, der Wirbelbögen, unterschieden werden, von denen die oberen bei den Stören breiter sind als bei den Neunaugen und daher mit den Interkalarknorpeln sagittal zusammenstossen und auch über dem Rückenmarkskanal sich verbinden, während die unteren Bögen bei den Neunaugen überhaupt rudimentär, und auf eine Art, Petromyzon marinus und eine Körperregion, den Schwanz beschränkt sind (Gegenbaur).

Das Wirbelsystem der sogenannten Knochenganoiden habe ich selbst zu untersuchen keine Gelegenheit gehabt und kann daher nur die schon bekannten früheren Arbeiten über diesen Gegenstand hier zur Sprache bringen. Von diesen rühren die letzten eingehenderen Untersuchungen von Gegenbaur her, welcher die älteren Angaben von Agassiz, J. Müller, Leydig, Kölliker theils bestätigte, theils verbesserte und ergänzte. — Die Wirbelsaite von Lepidosteus, Polypterus und Amia besitzt ebenso wie beim Stör eine faserige und zellenlose, nur weniger dicke Scheide mit einem feinen Oberhäutchen (Elastica externa Kölliker), aber ohne die von Kölliker angegebene Elastica interna. (N. 6. S. 370—374). — Die perichordalen Theile des Wirbelsystems dieser Ganoiden weichen aber wesentlich von denen des Störs ab, indem dort überall wirkliche Wirbelkörper in Verbindung mit den Bögen vorkommen. Diese Wirbelkörper sind bei Amia und Polypterus an beiden Enden konisch ausgehölt und mit Chordaresten gefüllt; vertebral ist die Chorda in echten Knochen verwandelt (N. 21 S. 87). Lepidosteus hat dagegen bekanntlich ganz solide gelenkig verbundene Wirbelkörper (N. 1 S. 23). Kölliker ist nun der Ansicht, dass in allen drei Gattungen der Wirbelkörper durch die ossificirte Kutikularscheide der Chorda und die derselben aufsitzenden Bogenbasen angelegt und durch Periostablagerungen vervollständigt werde, gerade so wie es bei den Teleostiern geschehe (N. 21 S. 85. 86). Gegenbaur hat nun freilich bei einem jungen Lepidosteus eine dicke Knorpelschicht als Anlage des Wirbelkörpers angetroffen, dieselbe aber mit den damit zu-

sammenhängenden Bögen für eine einheitliche Anlage erklärt; auch bei Polypterus fand sich zu innerst an der Chorda eine Knorpelschicht, bei Amia das von Kölliker erwähnte Verhalten (N. 6 S. 367. 370. 392. N. 10 S. 601). Aus diesen Angaben muss ich aber entnehmen, dass die Wirbelkörper der Knochenganoiden eine selbstständige zellige äussere Chordascheide zur Grundlage haben. Denn wenn sie sich, was ja sehr wahrscheinlich ist, bei Amia genetisch gerade so wie bei den Teleostiern verhalten, so ist es eben ein Irrthum, dass die erste die Chorda der letzteren einschliessende Knochenhülfe aus einer Verkalkung der zellenlosen Kutikularscheide hervorgehe. Ich werde vielmehr zeigen, dass jene Knochenhülse aus einer zelligen Schicht entsteht, welche nach ihren Lagebeziehungen nur mit der äusseren Chordascheide der Selachier zu vergleichen ist. Anderseits wird man den Zusammenhang des knorpeligen primären Wirbelkörpers der jungen Lepidosteus mit den Bögen noch nicht für genügend halten können, um diese beiden Theile aus einer gemeinsamen Anlage abzuleiten; denn bei den Selachiern ist derselbe Zusammenhang später ganz gewöhnlich, während bei ihrem ersten Entstehen Bögen und äussere Chordascheide durchaus getrennt sind (s. folgenden Abschnitt). Und für Polypterus dürfte wegen der erwähnten innersten Knorpelschicht ganz dasselbe gelten. Steht nun der Annahme, dass die Knochenganoiden eine von den Bögen unabhängige zellige Belegschicht der Chorde zur ersten Grundlage der Wirbelkörper haben, nichts im Wege, so wird sie mehr als wahrscheinlich dadurch, dass bei allen übrigen mit wirklichen Wirbelkörpern versehenen Vertebraten dieselben ausschliesslich in dieser Weise entstehen. Nur ist es bemerkenswerth, dass Amia offenbar mehr den Teleostiere sich anschliesst, indem die betreffende Chordascheide dieses Ganoiden dünn ist, primär verknöchert und von massigen, die Bogenbasen mit einschliessenden Periostknochen überdeckt wird (Kölliker N. 21 S. 85), während die dicke knorpelige Scheide von Lepidosteus, dem sich wohl Polypterus anschliesst, auf andere Vertebraten, der völlige Schwund der Chorda und die Gelenkbildung des ersteren sogar evident auf die Amphibien hinweist (Agassiz a. a. O.). Daraus ergiebt sich aber, dass die sämmtlichen Ganoiden, weit entfernt, in der Wirbelbildung unter sich übereinzustimmen (Kölliker), vielmehr Anschlüsse nach verschiedenen Seiten darbieten. Zunächst scheiden sich Knorpel- und Knochenganoiden

dadurch, dass nur die letzteren eine äussere Scheide und Wirbelkörper haben, die ersteren beides entbehren und dadurch sich den Neunaugen nähern; von den Knochenganoiden schliesst sich Amia am meisten den Teleostiern an, Polypterus mag zwischen diesen und den Selachiern stehen, und Lepidosteus endlich weist entschieden auf die Urodelen hin.

Diese divergenten Entwickelungsrichtungen der verschiedenen Ganoiden äussern sich aber nicht etwa in allen einzelnen Theilen des Wirbelsystems, sondern nur in der allgemeinen Zusammensetzung der Wirbel; in der Bildung ihrer Wirbelbögen stimmen die Ganoiden unter sich und dann am meisten mit den Teleostiern überein, unterscheiden sich dagegen wesentlich von den übrigen Vertebraten, also zunächst den Salachiern.

Die oberen Wirbelbögen von Lepidosteus sollen einmal über dem Rückenmarkskanal zusammentreffen, jedoch ohne zu verschmelzen, und dann seitlich davon je einen Fortsatz entsenden, welche beiden den sogenannten oberen Wirbelkanal mit dem darin gelagerten Längsbande umfassen; aber auch über diesem verbinden sie sich nicht, indem sich ein besonderer unpaarer Knochenstab wie es scheint zwischen sie einfügt (N. 30 S. 21, 22, N. 6 S. 362, 363). Amia soll sich ebenso verhalten, Polypterus dagegen den oberen Kanal entbehren, nichts destoweniger aber einen diskreten „Dorn“ am oberen Bogen besitzen (N. 30 a. a. O.). Demnach liegen also bei Lepidosteus und Amia dieselben Verhältnisse der oberen Bögen vor wie beim Stör; und wenn wir beim letzteren die unpaaren Knorpelstäbe, welche über den das Längsband umgreifenden aber klaffend getrennten Bogenenden liegen, als „Flossenträger“ erkannten, so wird den gleich gelagerten Stücken jener Knochenganoiden dieselbe Bedeutung zuzuschreiben sein. Dass deren Bezeichnung als „Dornfortsätze“ (N. 6 S. 418 Fig. 3. 4) keine zutreffende ist, geht schon daraus hervor, dass die Dornfortsätze der Teleostier, von denen doch dieser Name erst auf die Ganoiden übertragen wurde, nichts weiter sind als eben die das Längsband umgreifenden, bald ebenfalls klaffenden, bald verbundenen Bogenenden, wie sie eben bei Amia und Lepidosteus beschrieben wurden. Eigentliche Dornfortsätze kommen also bei den letzteren ebenso wenig zu Stande wie bei manchen Teleostiern deren obere Bogenenden unverbunden bleiben. Ob die unpaaren Dorne von Polypterus aus solchen verschmolzenen Bogenenden

oder aus selbstständigen Stücken hervorgehen, lässt sich zunächst nicht entscheiden.

Wenn nun die oberen Bögen von Lepidosteus und Amia in ihrer fertigen Bildung eine volle Uebereinstimmung mit den gleichen Stücken der Teleostier offenbaren, so dürfte es gestattet sein, auch eine gleiche Entstehung dieser Theile in beiden Abtheilungen anzunehmen. Und da möchte ich vorausgreifend bemerken, dass nach meinen Untersuchungen bei Teleostiern die oberen paarigen Schlussstücke des Rückenmarkskanals, welche unter dem oberen Wirbelkanal die aufsteigenden Bogentheile mit einander verbinden, nicht Fortsetzungen der letzteren sind, sondern aus selbstständigen Anlagen hervorgehen, über deren Bedeutung ich mich aber erst später auslassen kann. Für eine gleiche selbstständige Entstehung derselben Stücke bei den genannten Ganoiden scheint mir auch die von Gegenbaur hervorgehobene Erhaltung ihres Knorpels zwischen den verknöcherten Bogenhälften zu sprechen. Gegenbaur sagt nun freilich: „Dieser Knorpel ist ohne Zweifel der Rest knorpeliger oberer Bogenstücke, die bei der Ossification nicht vollständig zum Knochengewebe absorbirt wurden" (N. 6 S. 362). Dieses zugegeben, würden die Knochenganoiden in diesem Punkte sich von den meisten übrigen Fischen merklich unterscheiden, während auf Grund meiner, durch die Entwickelungsgeschichte der Teleostier wesentlich unterstützten Ansicht, wie sich zeigen wird, eine wesentliche Uebereinstimmung der Ganoiden, Selachier und Teleostier in diesem Punkte sich ergibt.

Die unteren Wirbelfortsätze und -anhänge der Knochenganoiden verhalten sich abgesehen von ihrer Verknöcherung im allgemeinen ebenso wie diejenigen der Störe. Amia hat im Schwanze kontinuirliche und paarweise zu einem Dornfortsatze verbundene untere Bögen, deren grössere untere Hälfte an den vordersten Schwanzwirbeln eine unvollkommene Abgliederung von dem basalen Theil zeigt, sodass das am davorliegenden letzten Rumpfwirbel und zwar an kurzen Apophysen (Querfortsätze aut.) befestigte Rippenpaar sich von dem ersten Kaudalbogen nur durch die vollständigere Abgliederung und die Trennung der unteren Enden auszeichnet (N. 5 S. 6. 7, N. 6 S. 412). Bei Lepidosteus und Polypterus ist die Abgliederung der kaudalen unteren Bögen bekanntlich ganz allgemein und brachte daher J. Müller zu der Ansicht, dass diese Bögen den Rippen des Rumpfes gleichwerthig

seien (N. 27 S. 200). Gegenbaur dehnte diesen Vergleich auch auf Amia aus, und ich habe bereits gezeigt, dass der Stör sich darin von seinen Ordnungsverwandten nicht unterscheidet. Nur muss ein solcher Vergleich, wie ich oben ausführte, auf die Gesammtheit des ursprünglichen Bogens ausgedehnt werden, sodass das mit dem Wirbelkörper in Zusammenhang bleibende Stück (Querfortsatz aut.) und die abgegliederte sogenannte „Rippe" beide gleicherweise als Theile des einen ursprünglichen Bogens verstanden werden, was früher offenbar nicht geschehen ist.

Behielten nun alle abgegliederten unteren Bogenstücke freie untere Enden, und verbänden sich anderseits die nicht gegliederten Bögen stets mit ihren unteren Enden zu Dornfortsätzen, so wäre die Bezeichnung der ersteren als Rippen ganz unzweideutig. Nun gibt es aber daneben, wie wir sehen, sowohl rippenartig in verschiedenem Masse abgegliederte, aber paarweise zu Dornfortsätzen verbundene, als auch nicht abgegliederte, aber mit rippenartig freien Enden versehenen unteren Bögen (vordere Schwanzhälfte des Störs); und die kaudalen unteren Wirbelanhänge von Lepidosteus hätten wir im Laufe der Ontogenie zuerst als einfache, getrennte untere Bögen, dann deren abgegliederte, aber bei jungen Thieren noch diskrete Stücke als Rippen und endlich nach der definitiven Verbindung ihrer unteren Enden im erwachsenen Thier wieder als besondere untere Bögen zu bezeichnen (No. 6 S. 366, 411). „Rippen" und „untere Bogenstücke" der Ganoiden unterscheiden sich also kaum mehr von einander als die verschiedenen Zustände der oberen Wirbelbögen, welche ebenfalls an den Enden verbunden oder getrennt sein und in ihrem Verlaufe wenigstens eine Unterbrechung des Knochens durch Knorpel, oder selbst, wie ich bei Teleostiern (Monacanthus) fand, eine unvollkommene Abgliederung aufweisen können; und anderseits sind die kaudalen unteren Wirbelanhänge von Lepidosteus und Polypterus fortgeschrittenere Umbildungen der ursprünglichen Bögen als die Rippen, ohne desshalb einen besonderen Namen zu führen. Erscheint daher die Unterscheidung der „Rippen" von den unteren Bögen bei den Ganoiden weder ganz zutreffend, noch unabweislich geboten, wenn wir uns nur im Kreise dieser Thiere bewegen, so erweist sich jene Bezeichnung als ganz unstatthaft, sobald wir uns der Untersuchung zuwenden, ob denn alle die Stücke anderer Vertebraten, von denen der Name für die Rippen der Ganoiden entlehnt wurde, die

gleichen engsten Beziehungen zu unteren Bögen wie bei diesen Fischen offenbaren; denn diese Frage muss entschieden verneint werden.

Den Namen „Rippen" führten zuerst gewisse Skelettheile höherer Vertebraten, und von diesen wurde er auf ähnliche Skeletstücke der Fische übertragen, lange bevor man daran dachte, die morphologische Gleichwerthigkeit der beiderlei Bildungen zu prüfen. Eine solche Uebereinstimmung besteht nun aber zwischen jenen ersteren Vertebraten und den Ganoiden ebensowenig wie zwischen jenen und den Teleostiern, wie ich es schon früher erörtert habe (No. 13 S. 434): die Rippen der höheren Vertebraten sind seitliche Anhänge oberer Wirbelbögen, daher überhaupt keine ursprünglichen Bogentheile, die sogenannten Rippen der Ganoiden abgegliederte Abschnitte unterer Wirbelbögen, also gerade ursprüngliche Bogentheile. Bei dieser früher allgemein übersehenen[1]) und von Gegenbaur noch immer einfach ignorirten Verschiedenheit[2]) scheint es mir nicht nur unpassend sondern auch von Nachtheil, den beiderlei heterogenen Skelettheilen denselben Namen zu belassen, indem dadurch die Missverständnisse über ihre Entstehung, Lagebeziehung u. s. w. nur noch weiter unterhalten würden. Da nun aber jener Name vernünftigerweise für die zuerst damit bezeichneten Theile erhalten bleiben muss, so werde ich die sogenannten Rippen der Ganoiden, d. h. die von den Basaltheilen abgegliederten und frei endigenden Abschnitte

1) Aug. Müller (N. 28) hat zwischen den abgegliederten Bögen der Fische und den echten Rippen allerdings eine Verschiedenheit konstatirt, aber doch in ganz anderem Sinn wie ich und wie mir scheint, in unzureichender Weise. Ich komme, da er eigentlich nur Teleostier berücksichtigt, bei Gelegenheit des Wirbelsystems der letzteren darauf zurück.

2) Obgleich Gegenbaur in seiner bezüglichen gegen meine Darstellung gerichteten Kritik (N. 12), auf welche ich in den folgenden Abschnitten ausführlich zurückkomme, keine einzige meiner Beobachtungen über jene Verschiedenheit als irrige auch nur direkt bezeichnet, geschweige denn nachgewiesen hat, findet sich in der neuesten Auflage seines Grundrisses der vergleichenden Anatomie dennoch die frühere Behauptung wieder, dass alle bisher als Rippen bezeichneten Stücke aus unteren Bögen hervorgingen (N. 11 S. 462), ohne die geringste Andeutung darüber, wie man sich solche Rippen, welche neben den vollständigen oberen und unteren Bögen bestehen (wie z. B. die Schwanzrippen der Amphibien und Amnioten) als Abschnitte unterer Bögen zu denken habe.



der unteren Bögen hinfort Pleuralbögen[1]) nennen. Ferner könnten die zu einem Dornfortsatz verbundenen unteren Bögen, mögen sie nun von dem übrigen Wirbel abgegliedert sein (Legidosteus, Polypterus) oder nicht (Accipenser, Amia), füglich einen besonderen Namen erhalten — Spinalbögen, damit der allgemeine Ausdruck „unterer Bogen" auch nur für die indifferenteste und ursprüngliche Form, aus der alle übrigen (Pleural-, Spinalbögen) abzuleiten sind, nämlich für die getrennten ungegliederten Bögen und für das ganze Bogensystem im allgemeinen im Anwendung bleibe.

Wir haben aber am unteren Wirbelbogensystem der Ganoiden noch andere Theile zu unterscheiden. Einmal betrifft die Abgliederung niemals den ganzen ursprünglichen Bogen, sondern nur dessen untere, distale Hälfte, während der proximale Basaltheil im und am Wirbelkörper zurückbleibt. Die Bedeutung dieser Basaltheile wird nun im Grunde nicht verändert, ob sie in die Masse des wachsenden Wirbelkörpers ganz aufgenommen werden oder zum Theil noch aus demselben hervorragen und dann als die eigentlichen Träger der Pleural- oder Spinalbögen erscheinen. Man pflegt nun aber solche Vorragungen „Querfortsätze" oder untere Bögen schlechtweg zu nennen. Das Unpassende der letzteren Bezeichnung brauche ich nicht mehr zu erörtern; und mit den „Querfortsätzen" verhält es sich eben so wie mit den „Rippen" der Ganoiden, denn man versteht darunter bei den Amphibien und Amnioten mit den Rippen in engster Beziehung stehende seitliche Auswüchse der ursprünglichen Bögen, nicht Theile dieser Bögen selbst, was doch jene „Querfortsätze" der Ganoiden sind. Diese letzteren können daher untere Basalstümpfe heissen. Ferner haben wir am unteren Wirbelbogensystem der Störe Theile kennen gelernt, welche nicht gewisse Abschnitte der ursprünglichen Bögen, sondern sekundäre Auswüchse derselben darstellen, ich meine die von den Basalstümpfen des Rumpfes und den ihnen entsprechenden Bogentheilen des Schwanzes nach innen unter die Aorta abgeschickten Fort-

1) Bei der Aufstellung der neuen Namen, wozu ich mich schon im Interesse meiner eigenen Darstellung gezwungen sehe, habe ich es aufgegeben, Reminiscenzen an schon früher gebrauchte Worte ganz zu vermeiden. Sollten sich passendere Ausdrücke finden als die von mir vorgeschlagenen, so mögen sie die letzteren ersetzen.

sätze, welche die untere Wand des Aortenkanals bilden. Diese Hämalfortsätze — nicht zu verwechseln mit den Hämapophysen Owen's, welche theils mit den Basalstümpfen, theils mit den Spinalbögen übereinstimmen — wurden aber von Stannius mitsammt den Basalstümpfen als einfache untere Bogenringe angesehen, gerade so wie die oberen Bögen Ringe um das Rückenmark herum bilden (No. 30 S. 19). Mit Rücksicht darauf, dass eine richtige Auffassung dieser Bildungen für die Deutung der Wirbelfortsätze der Teleostier von nicht geringer Bedeutung ist, mache ich darauf aufmerksam, dass gerade beim Stör der Unterschied der sekundär auftretenden Hämalfortsätze von Abschnitten der ursprünglichen Bögen sehr deutlich ist. Die embryonalen Spinalbögen des Schwanzes habe ich ganz fertig gebildet angetroffen, ehe noch Spuren jener Fortsätze bemerkbar waren, und im Rumpfe entspringen dieselben nicht einmal vom Ende des Basalstumpfes, sondern unter einem Winkel von seiner Innenfläche, sodass die Wachsthumsrichtungen beider Theile sich sehr deutlich kreuzen und der Hämalfortsatz keine terminale Fortsetzung des Basalstumpfs bildet (Fig. 4). Auch ist es beim Stör ohne weiteres evident, dass der durch die Basalstümpfe und ihre Hämalfortsätze hergestellte Aortenkanal des Rumpfes und der ganze Kaudalkanal, welcher beide Schwanzgefässe enthält und von den ganzen unteren Bögen gebildet wird, nicht identisch sind; denn der Aortenkanal setzt sich in den Schwanz fort und stellt dort, wo der Kaudalkanal vollständig ist, eben nur den oberen Abschnitt desselben dar.

Zum Schluss sind hier noch einige Skelettheile zu erwähnen, welche ebenfalls nicht allen Ganoiden zukommen. Polypterus besitzt bekanntlich dicht über dem unteren Bogensystem seitliche Fortsätze der Wirbelkörper, an denen lange „rippenähnliche" Knochenstäbe sitzen, welche in der horizontalen Scheidegrenze zwischen der oberen und der unteren Muskelmasse bis zum Integument vordringen (vgl. J. Müller N. 26 Taf. III Fig. 1). Ueber die Entstehung dieser Knochen ist nichts bekannt. Da aber J. Müller in den Pleuralbögen aller Fische den Rippen der höheren Vertebraten homologe Stücke zu erkennen glaubte, erklärte er alle darüber befindlichen in der Muskulatur steckenden Knochenstäbe, also auch jene von Polypterus für Gräten, d. h. dem Wirbelsystem fremde, nur äusserlich angefügte Theile (N. 25 S. 94—99). Aug. Müller sah in allen Fischgräten, bloss wegen

ihrer Lage und ohne Rücksicht darauf, ob sie im Zusammenhang mit Wirbelbögen oder sonst wie entständen, die Wiederholungen der Rippen höherer Vertebraten (N. 28 S. 298 u. flg.). Hasse nennt die Gräten von Polypterus „Rippen", aber im Sinne der Pleuralbögen der Teleostier, weil er die eigentlichen Pleuralbögen von Polypterus den Hämalfortsätzen der letzteren vergleicht (N. 15 S. 47). Endlich habe ich schon früher darauf hingewiesen, dass unter den Gräten der Teleostier, mit denen ja diejenigen von Polypterus in ihren Lagebeziehungen völlig übereinstimmen, sich Homolaga von Rippen d. h. von seitlichen Fortsätzen oberer und unterer Bögen finden möchten (N. 13 S. 435); und dies kann ich jetzt wenigsten für einen Fall ganz bestimmt bestätigen (vgl. die zweitnächste Abhandlung). Ich muss daher J. Müller widersprechen, der die Gräten überhaupt vom Wirbelsystem ausschliesst; auch Hasse's Vergleich der Polypterusgräten mit Pleuralbögen trifft nicht zu. Mit Aug. Müller theile ich die Ansicht, dass die Pleuralbögen der Fische keine echten Rippen sind, möchte aber desshalb noch nicht gleich jede seitlich vom Wirbel gelegene Knochenspange ohne Rücksicht auf ihren Ursprung für eine Rippe erklären, sodass ich für jede sogenannte Gräte, bis ihr genetischer Zusammenhang mit einem Wirbelbogen nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht ist, die Möglichkeit zugebe, dass sie lediglich eine Bandverknöcherung ist. In manchen Fällen dürfte sogar, wie ich es später ausführen werde, das letztere a priori wahrscheinlicher sein. Somit kann ich über die Polypterusgräten nur sagen, dass wenn sie aus seitlichen Fortsätzen der unteren Bogenbasen hervorgehen, sie gewiss die einzigen wahren Rippen dieses Ganoiden sind[1]).

---

3. Die Plagiostomen (Taf. XXIX—XXXIII).

a. Die Wirbelsaite und die Wirbelkörper.

In neuerer Zeit hat Balfour die Entwickelungsgeschichte der Wirbelsaite einiger Plagiostomen so vollständig verfolgt

1) Auch Gegenbaur scheint trotz seines heftigen Widerspruchs gegen meine Auffassung der Gräten einige Zugeständnisse für möglich zu halten, indem er hinsichtlich derjenigen von Polypterus auf die Selachierrippen verweist (N. 12 S. 309. 313) und sie neuerdings mit denen von Amia und der Physostomen nicht mehr wie früher Gräten, sondern nur noch „rippenartige Gebilde" nennt (N. 10 S. 622, N. 11. 463).

(N. 3 S. 167—170. 420. 421), dass die Deutung ihrer einzelnen Theile, wie ich glaube, nicht lange streitig bleiben kann; um so mehr als die Beobachtungen Balfour's, abgesehen von der ersten Anlage der Chorda, in allen wesentlichen Punkten das für die Selachier bestätigen, was ich früher für die Teleostier und Amphibien angegeben habe (N. 13 S. 350. 415). Die noch ganz indifferente embryonale Chordaanlage von Scyllium, Pristiurus und Torpedo besteht nach dem genannten Forscher aus relativ grossen Zellen, welche von vorn nach hinten abgeplattet sind und beinahe geldrollenähnlich hinter einander liegen. Innerhalb ihres Protoplasmas entwickeln sich je eine oder mehre Vakuolen, während ihre Oberfläche eine membranartige Schicht absondert; alle diese Schichten verschmelzen zu einem intercellularen Fachwerk, den Scheidewänden des späteren Gallertkörpers. Die schnell wachsenden Vakuolen blähen indess die scheibenförmigen Zellen auf und verdrängen deren Protoplasma bis auf geringe Reste, in denen die Kerne ruhen; diese kernhaltigen Reste liegen wenigstens bei den Haien anfangs in der Mitte des Organs, begeben sich aber später grösstentheils an dessen Peripherie, an welcher bereits eine kutikulare Ausscheidung zu bemerken ist, die Anlage der primären oder inneren Chordascheide. An der Innenseite der letzteren verbinden sich nun die dorthin verschobenen kernhaltigen Protoplasmareste zu einer kontinuirlichen Schicht, welche Balfour anfangs aus Zellen (?) zusammengesetzt, später aber nicht mehr zellig, sondern lediglich als kontinuirliche kernhaltige Protoplasmaschicht erschien. Nach der Bildung dieser Schicht werden Kerne und Protoplasmareste im Inneren des Organs immer seltener. Was aber zuletzt aus der protoplasmatischen Rindenschicht wird und in welcher Weise das Fachwerk des Gallertkörpers wächst, hat Balfour nicht angegeben. — Dagegen hatte ich selbst Gelegenheit, gerade über diese Punkte Beobachtungen anzustellen. Junge Embryonen von Scyllium catulus (23 mm Länge) zeigten mir nämlich, dass jene Rindenschicht den Heerd einer sehr regen Neubildung von Vakuolen darstellt, welche in dem Masse als sie sich vergrössern „ihre Wände zu dünnen Membranen zusammendrücken, in welche einzelne Kerne eingeschlossen werden (Taf. XXIX Fig. 13). Die auf diese Weise entstandenen Fächer kommen aber dadurch, dass nach aussen von ihnen neue Vakuolen sich entwickeln, weiter centralwärts zu liegen, sodass also der Gallertkörper von seiner

Peripherie aus nach aussen wächst und dabei die ältesten und grössesten seiner Fächer stets im Innern, gegen die Peripherie hin aber immer kleinere und jüngere sich befinden. Uebrigens verläuft dieser Process in der bezeichneten Entwicklungsperiode besonders schnell; denn während die Wirbelsaite jener Embryonen von 23 mm Länge 140—200 μ dick war, betrug ihr Durchmesser bei den nur wenig älteren Embryonen von 27 mm Länge bereits 400 μ. In Uebereinstimmung damit war denn auch bei den letzteren die Rindenschicht bis auf eine ganz dünne Lage verbraucht (vgl. Fig. 14), was aber der eigentliche Gallertkörper an Kernen enthielt, war mit ganz verschwindenden Ausnahmen in die Scheidewände eingeschlossen.

Aus Balfour's und diesen meinen Beobachtungen ergibt sich also, dass der chordale Gallertkörper der Plagiostomen sich gerade so entwickelt wie ich es zuerst für Amphibien und Teleostier, und zuletzt theilweise bei den Stören nachwies (S. 443). Mithin lassen sich die einzelnen Theile des Gallertkörpers bei den ersteren nicht anders deuten als bei den letzteren. Bei der Frage, welche von jenen Theilen Zellen darstellen oder zu solchen gehören, müssen zunächst die Scheidewände ausgeschlossen werden. Wollte man auch jene erste peripherische Abscheidung der ursprünglichen Chordazellen als deren Membranen auffassen, so bringt doch die Verschmelzung derselben eine Intercellularsubstanz zu Wege, welche als integrirender Bestandtheil der sie erzeugenden Zellen ebenso wenig aufgefasst werden kann wie die Zwischensubstanz des Knorpels der grösseren Neunaugen, welche wie ich zeigte, ganz aus den ursprünglichen Zellenkapseln entsteht. Berücksichtigt man endlich, dass in mancher Zelle gleich anfangs mehre Vakuolen entstehen, deren ausnahmslose Verschmelzung zu je einer Vakuole mindestens sehr unwahrscheinlich ist, so erhellt daraus, dass manche Scheidewände aus intracellulären Protoplasmatheilen entstehen, also nicht einmal ursprünglich den Vergleich mit Zellenmembranen zulassen. Als mögliche Repräsentanten von Zellen blieben also in der fertigen Wirbelsaite die kernhaltigen Protoplasmareste und der Vakuoleninhalt oder die Gallertmassen übrig. Anfangs ist nun thatsächlich der gesammte Inhalt eines von der Zwischensubstanz, den Scheidewänden, allseitig umschlossenen Raumes gleich einer kernhaltigen, mit einer oder mehren Vakuolen versehenen Zelle. Blieben nun die letzteren stets in Protoplasma eingeschlossen, wie dies W. Müller anzunehmen scheint (N. 29

S. 333), so wäre gegen die Bezeichnung einer solchen Masse als Zelle ebenso wenig etwas einzuwenden wie bei den von einem grossen Fetttropfen fast ganz ausgefüllten Fettzellen. Jene Annahme bestätigt sich aber für die Selachier ebenso wenig wie für andere Vertebraten. Denn die vorausgeschickten Beobachtungen lehren, dass die kernhaltigen Protoplasmareste und die Vakuolenmassen, welche ursprünglich zusammengehörten, je eine Zelle bildeten, in der ganz überwiegenden Zahl der Fälle alsbald getrennt sein müssen, da die ersteren theils in die Scheidewände aufgenommen werden, theils unter Verlust ihrer Selbstständigkeit in die Rindenschicht aufgingen. Und beim weiteren Wachsthum des Gallertkörpers entstehen die Vakuolen überhaupt nicht mehr in einzelnen Zellen, sondern in der kontinuirlichen Rindenschicht, sodass von ihrer Zugehörigkeit zu einer Zelle gar nicht mehr die Rede sein kann.

Es enthält somit der embryonale Gallertkörper der Chorda bei den Plagiostomen bis nach dem Beginn der Wirbelbildung weder im Innern, in den mit Gallerte gefüllten Fächern, noch in der kontinuirlichen Rindenschicht wirkliche Zellen. Dies schliesst aber nicht aus, dass sich secundär gerade in der letzteren Zellen entwickeln, wie wir dies schon beim Stör erkannten; und zwar finden wir bei den Plagiostomen eine sehr deutliche Beziehung zwischen dieser Zellenbildung um die sich stark vermehrenden Kerne und dem fortgesetzten Wachsthum des Gallertkörpers, indem jene Erscheinung einer stärkeren Ernährung der Rindenschicht bei den von mir beobachteten reifen Embryonen von Scyllium, Acanthias u. a. sich nur intervertebral zeigt, wo die Chorda ansehnliche Anschwellungen erfährt, während sie an den engeren vertebralen Abschnitten fehlt oder nur in geringerem Grade auftritt (Fig. 24). Diese wechselnde Form der Chorda ist nämlich nicht etwa bloss die Folge einer mechanischen vertebralen Zusammenschnürung durch die umgebenden festen Theile; denn nachdem die ursprüngliche Cylinderform der Chorda sich zu verändern begonnen, wächst die letztere noch in allen Abschnitten, nur ungleichmässig fort, sodass die umgebenden Theile zunächst mehr die physiologischen als die rein mechanischen Wachsthumsbedingungen des Gallertkörpers, nämlich die Entwickelung seiner Rindenschicht beeinflussen. Dass die letztere in den vertebralen Abschnitten jener älteren Scylliumembryonen bereits ganz reducirt und zellen-

los erscheint, hängt eben damit zusammen, dass die Chorda dort ihre Wachsthumsgrenze erreicht hat.

Bekanntlich bleibt der chordale Gallertkörper bei allen Plagiostomen wenigstens in gewissen Abschnitten zeitlebens bestehen. Doch kann ich für die von mir untersuchten Arten behaupten, dass diese Chordareste im erwachsenen Thier mehr oder weniger atrophisch sind und durchaus nicht mehr die physiologische Bedeutung beanspruchen können, wie der Gallertkörper der Cyklostomen und Störe, ohne welchen der Bestand des axialen Theils vom betreffenden Wirbelsystem überhaupt nicht denkbar wäre, indem er allein die Chordascheide cylindrisch erhält[1]). Bei manchen Plagiostomen, z. B. den Rajidae (Torpedo, Raja), Carcharias u. a. beginnt die Atrophie des Gallertkörpers schon während der späteren Embryonalentwickelung (Taf. XXXI Fig. 42, Taf. XXXII Fig. 55, Taf. XXXIII Fig. 62): er schrumpft ein und zieht sich von den umgebenden Theilen, nämlich der mit der Aussenscheide in Verbindung bleibenden Kutikularscheide der Chorda, mehr oder weniger zurück, was nicht auf eine künstliche Einwirkung bei der Präparation bezogen werden darf, da diese Erscheinung unter gleichen äusseren Umständen bei den jungen Embryonen derselben Arten ebensowenig eintritt wie etwa bei den Cyklostomen und Stören. Der geschrumpfte Gallertkörper erinnert alsdann an die eingetrocknete sogenannte Federseele (Fig. 42). Und da diese Erscheinung gerade dort am auffallendsten sich darstellt, wo das Wachsthum der Chorda mechanisch am wenigsten beengt ist und am längsten dauerte, nämlich in den intervertebralen Abschnitten, so folgt daraus, dass sie nicht etwa durch Druck zu Grunde geht, sondern weil ihre Ernährung durch die weitere Entwickelung der Wirbelkörper endlich auch dort beeinträchtigt wird. Dass diese mehr oder weniger atrophischen Chordareste überhaupt noch erhalten bleiben, verdanken sie aber wohl nur dem Umstande, dass sie durch den Einschluss in die festen Wirbeltheile vor einer völligen Auflösung geschützt sind; für die Leistungen der ganzen Wirbelkörper können sie eine nennenswerthe Bedeutung nicht haben.

---

1) Sobald der Gallertkörper der Störe durch Maceration zerstört ist, fällt die noch wohlerhaltene Chordascheide wie ein leerer Schlauch zusammen.

An der Wirbelsaite der Plagiostomen wird allgemein eine nichtzellige also kutikulare, der Rindenschicht des Gallertkörpers unmittelbar angeschlossenen Scheide beschrieben. Jedoch weichen die verschiedenen Beschreibungen nicht unwesentlich von einander ab. Kölliker versteht unter dem Namen Elastica interna ein den Gallertkörper unmittelbar umgebendes Netzwerk von elastischen Fasern, welches sich wenigstens in den Facetten der Haiwirbel erhält und eine Dicke von 5 μ (0,002''') erreicht (No. 20 S. 195, No. 21 S. 67). W. Müller beschreibt bei Embryonen von Acanthias (3 und 20 cm) und Scymnus lichia (17 cm) eine koncentrisch und radiär gestreifte zellenlose Schicht von 10—20 μ Dicke, welche auch nach dem Eintritt der Verkalkung der Wirbel nach aussen von einer durchbrochenen elastischen Membran begrenzt wird; diese letztere sei erst mit Kölliker's Elastica interna identisch (No. 29 S. 348—351). Gegenbaur erwähnt nur einen scharfkonturirten Saum der Kutikularscheide bei 20—24 mm langen Embryonen von Acanthias; bei älteren Embryonen derselben Species und von Heptanchus vermisste Gegenbaur nicht nur eine solche Grenzmembran oder Limitans interna, sondern überhaupt eine bestimmte Abgrenzung gegen die äusseren Zellenschichten, mit deren Zwischensubstanz jene Kutikularscheide im Schädel mehr oder weniger verschmolz (No. 9 S. 123—132). Balfour endlich sieht in der Kutikularscheide von Scylliumembryonen nur radiäre Streifen, welche er nach dem Vorgange von W. Müller auf Poren bezieht, und erkennt die elastische Grenzmembran auch nach der Knorpelbildung in den umgebenden Zellschichten (No. 3 S. 421).

Ich habe sowohl die Kutikularscheide wie alle übrigen noch zu besprechenden Verhältnisse der Plagiostomenwirbel an folgenden Objekten untersucht: 1. *Scyllium catulus*, Embryonen von 23 und 27 mm, 2. *Scyllium canicula*, Embryonen von 32 und 42 mm, 10—12 cm und erwachsene Thiere, 3. *Carcharias lamia*, Embryonen von 20 cm, 4. *Mustelus laevis*, Embryonen von 10 cm, 5. *Mustelus vulgaris*, Embryonen von 22 cm, 6. *Acanthias vulgaris*, Embryonen von 6 und 22 cm und erwachsene Thiere, 7. *Scymnus nicensis*, Embryonen von 16 cm, 8. *Squatina vulgaris*, Embryonen von 16 cm, 9. *Raja clavata*, Embryonen von 7 cm, Junge von c. 12 cm, 10. *Torpedo ocellata*, Embryonen von 28 u. 55 mm Länge, Junge von 9 cm und erwachsene Thiere [1]).

1) Ich habe dieses Material theils selbst gesammelt oder von der zoo-



Ich beginne mit der Kutikularscheide der Scyllien, von denen mir die meisten Entwickelungsstadien zu Gebote standen. Die jüngsten Embryonen zeigten nach aussen von der Rindenschicht des Gallertkörpers und mit dem letzteren innig verbunden eine homogene und durchsichtige, nach aussen durch einen scharfkonturirten Saum begrenzte Haut von 1—2 μ Dicke und ohne jede Spur einer Durchlöcherung (Taf. XXIX Fig. 13). Da diese Haut nach aussen noch von keiner gesonderten Zellenschicht überzogen war, und nach innen die scharfe und glatte Grenze entbehrt, die sie nach aussen zeigt, so kann sie eben nur als Erzeugniss der Rindenschicht des Gallertkörpers, als integrirender Theil der Chorda angesehen werden (Gegenbaur). An älteren Embryonen, bei denen die zellige äussere Chordascheide bereits gebildet war, zeigte die Kutikularscheide bis auf eine merkliche Verdickung (2—3 μ) keine weitere Veränderung (Fig. 14). Dagegen boten die reifen Fötus andere Verhältnisse. Die der protoplasmatischen Rindenschicht unmittelbar anliegende Kutikularscheide war freilich kaum dicker geworden (3 μ), liess aber bei jeder Schnittrichtung breite doppelkonturirte Querstreifen erkennen, welche namentlich im Vergleich mit den noch deutlicheren entsprechenden Bildungen bei Acanthias sich als der Ausdruck von Poren ergaben (Fig. 24). Obgleich diese Cuticula auf Durchschnitten sich isoliren liess, konnte ich eine nach aussen davon befindliche Limitans nirgends wahrnehmen. Dagegen grenzte sie auch nicht unmittelbar an die Zellen der äusseren Scheide, sondern wurde von einer zellenfreien, koncentrisch und längsgestreiften Schicht umgeben, welche ohne jede Grenze in die Intercellularsubstanz der übrigen zellenreichen Scheide überging. Die Mächtigkeit dieser Schicht wechselte regelmässig, indem sie vertebral nur 3—5 μ mass, intervertebral aber bis 10 μ anschwoll. An erwachsenen Hundshaien fand ich nur stellenweise Spuren dieser Schicht, aus denen hervorzugehen schien, dass der Schwund der letzteren dadurch erfolge, dass die Zellen der äusseren Schichten allmählich in jenen inneren zellenlosen Saum vorrückten. Die Kutikularscheide derselben Thiere hatte die gleiche Dicke wie im reifen Fötus, ohne dass jedoch die Poren zu erkennen gewesen wären.

---

logischen Station in Neapel bezogen, theils verdanke ich es der Güte der Herren Professoren O. Schmidt und Schimper hier.

Aehnliche Verhältnisse wie bei den Scyllien fanden sich auch bei Acanthias. Die Kutikularscheide war bei allen Embryonen 3 μ dick, bei den jüngeren aussen scharfkonturirt, bei den älteren weniger, aber von deutlichen breiten Poren durchsetzt; bei den ersteren grenzten daran unmittelbar die Zellen der äusseren Scheide, bei den anderen aber wie bei den reifen Scyllien ein zellenfreier, streifiger Saum derselben Scheide, dessen Anschwellungen aber (24 μ und darüber) vertebral, die dünnen Abschnitte intervertebral lagen (Taf. XXX Fig. 32). Auch zeigten sich in demselben mattglänzende und breite schräge Fasern, deren Bedeutung mir unklar blieb. Bei den erwachsenen Dornhaien erscheint die Kutikularscheide in der Dicke unverändert und ohne Poren, wie bei Scyllium; vom zellenfreien Saum der Aussenscheide erhält sich nur ein Rest am vertebralen Knorpelring. — Ein solcher Saum fehlt gänzlich bei den Scymnus, welche im Alter zwischen den beiderlei Acanthiasembryonen standen; ihre Kutikularscheide schwankte von 4 μ (vertebral) bis 6 μ (intervertebral). — In demselben Sinn variirt die gleiche Scheide beider Mustelusarten von 2—3 μ, während jener zellenlose Saum nur intervertebral in einer Mächtigkeit von 8—10 μ vorhanden ist.

Bei meinen Carcharias-Embryonen war die ganze eigenthümliche Bildung der Wirbelkörper dieser Gattung bereits im wesentlichen vollendet; die dabei ersichtlichen, wenig vermittelten Gegensätze der intervertebralen und vertebralen Regionen haben auch einen Wechsel in der Ausbildung der kutikularen und der sie begrenzenden zellenfreien Faserschicht im Gefolge (Taf. XXXI Fig. 42). Die erstere, intervertebral dünn (2 μ) und durchbrochen, schwillt am vertebralen Knorpelring plötzlich bis zu 6 μ an, während der ebendaselbst 8—14 μ dicke Saum der Aussenscheide intervertebral ganz unregelmässig wird, d. h. im Schwunde begriffen ist, indem die Zellen bald mehr, bald weniger in ihn vorgerückt sind. — Bei Squatina und den Rajidae, von welch letzteren ich mehre sehr verschiedene Entwickelungsstufen untersuchte, fehlt jener Saum der Aussenscheide völlig; die Kutikularscheide verläuft bei Squatina gleichmässig (2—3 μ), bei Torpedo und Raja schwillt sie an dem vertebralen Knorpelring, von der anfänglichen Dicke von 2—3 μ bis zu 6 und 10 μ an. Nur bei den jungen Zitterrochen habe ich stellenweise eine scharfe äussere Begrenzung dieser Scheide vermisst (Taf. XXXIII Fig. 63).

Obgleich die voranstehenden Angaben die verschiedenen Entwickelungszustände der untersuchten Theile nicht bei jeder einzelnen Art berücksichtigen, so lässt sich doch aus dem Vergleich derselben bei den verschiedenen Gattungen und Arten ein ziemlich vollständiges Bild von dem Ursprung und der weiteren Entwickelung jener Theile gewinnen. Einmal geht daraus hervor, dass wohl bei allen Plagiostomen noch vor der Bildung einer äusseren zelligen Scheide der Chorda eine homogene Cuticula von der letzteren ausgeschieden wird, welche sich zeitlebens erhält, im allgemeinen die gleichbleibende Dicke von 2—3 μ besitzt (ausgenommen in den älteren vertebralen Regionen von Carcharias und den Rajiden) und nur vorübergehend und stellenweise von Poren durchbohrt erscheint. Aussen schliesst sich ihr zuerst unmittelbar das Zellengewebe der Aussenscheide an; später entwickelt sich aber bei den Haien, nicht bei Squatina und den Rajiden, an der Innenseite jener Scheide eine zellenfreie, ziemlich dicke und feingefaserte Schicht, welche jedoch nur als eine zellenfreie Zone der Aussenscheide aufgefasst werden kann. Denn ich vermisste an dieser, geweblich mit der anstossenden Intercellularsubstanz ganz identischen Schicht jede Abgrenzung gegen die letztere und fand, dass sie relativ spät angelegt und unregelmässig gebildet, meist sehr bald, durch das Einrücken der Zellen, wieder in das übrige Zellgewebe aufgenommen wird. Wollte man aber auch annehmen, dass jene von mir vermisste Abgrenzung anfangs, wenn auch nur kurze Zeit bestanden habe, so müsste trotzdem unsere Schicht als ein Erzeugniss der Aussenscheide aufgefasst werden, da sie doch unmöglich von der längst vorher entstandenen und weiterhin ziemlich unverändert bleibenden Cuticula abgeleitet werden kann. Endlich kann sie schon wegen ihres beschränkten Vorkommens und kurzen Bestandes von keiner allgemeineren Bedeutung sein, sodass mir ihre eben bezeichnete Deutung als einer vorübergehend sich ausbildenden zellenfreien Innenzone der Aussenscheide am natürlichsten scheinen will.

Es fragt sich nun weiter, wie diese Befunde mit den Angaben meiner Vorgänger zu vereinigen sind. Kölliker's Elastica interna ist ohne Zweifel identisch mit meiner Kutikularscheide, sowohl nach den annähernd gleichen Massen, als auch weil in den erwachsenen Thieren, Kölliker's ausschliesslichem Untersuchungsobjekt, in der Regel nur eine einzige zellenfreie Schicht im Um-

fange der Chorda sich befindet. Dasselbe gilt von den durch W. Müller, Gegenbaur und Balfour beschriebenen kutikularen Chordascheiden der ganz jungen Embryonen von Scyllium und Acanthias. Nur muss ich hervorheben, dass ich die Anwesenheit einer Grenzlamelle nach aussen von dieser Scheide (Limitans interna) ebenso wenig wie Gegenbaur (No. 9 S. 124, 128) allgemein und sicher nachweisen konnte. Was aber die älteren Embryonen der Dornhaie von Müller und Gegenbaur betrifft, welche in der Grösse (20—24 cm) mit den meinigen (22 cm) übereinstimmen, so sind an ihnen die beiden von mir beschriebenen Schichten, nämlich die Kutikularscheide und der zellenfreie Saum der Aussenscheide, nicht oder ungenügend unterschieden worden. Aus Gegenbaur's Angaben lässt sich nicht entnehmen, welche von beiden er im Auge hatte; W. Müller's Beschreibung von der angeblichen Kutikularscheide jener Thiere passt aber im wesentlichen (10—20 μ dick, koncentrisch und radiär (meine Schrägfasern) gestreift) ebenso sehr auf die zellenfreie Zone der Aussenscheide als sie von dem Verhalten der eigentlichen Kutikularscheide (3 μ dick, homogen) abweicht. W. Müller scheint die letztere sogar gelegentlich neben der ersteren bemerkt aber durchaus verkannt zu haben, da er einen radiär gestreiften Saum erwähnt, mit dem sich die Zellen der Chordarinde gegen jene vermeintliche Kutikularscheide absetzen (No. 29 S. 349). Die äussere elastische Grenzmembran der letzteren habe ich wie gesagt nirgends angetroffen; hätten Gegenbaur und ich sie übersehen, so könnte sie doch nur unmessbar fein sein. Um so auffallender ist daher die Ansicht W. Müller's, dass gerade diese zum mindesten sehr zweifelhafte Bildung Kölliker's Elastica interna sei, und dass Letzterem die nach innen davon gelegene, bis 20 μ dicke Schicht entgangen wäre. Dies konnte um so weniger geschehen, als dieselbe an den erwachsenen Thieren, die Kölliker allein untersuchte, in der Regel gar nicht mehr existirt; auch hat derselbe, wie wir sahen, die Kutikularscheide ganz richtig erkannt, und vielmehr W. Müller diese übersehen oder verkannt und irrthümlich die zellenfreie Zone der Aussenscheide, deren kurze Dauer ihm unbekannt blieb, für die Kutikularscheide gehalten.

Die enge Zugehörigkeit der Kutikularscheide zur Chorda spricht sich schon darin aus, dass sie im allgemeinen einen der protoplasmatischen Rindenschicht des Gallertkörpers, ihrer Matrix,

entsprechenden Wechsel ihrer Mächtigkeit zeigt; nur die älteren Wirbel von Carcharias und der Rajiden, wo die Cuticula bereits theilweise vom Gallertkörper getrennt ist, besitzen eine vertebrale Anschwellung derselben, alle übrigen Plagiostomen aber umgekehrt eine Verdickung der Cuticula an den intervertebralen Abschnitten, wo auch alle übrigen Theile der Chorda am stärksten gewachsen sind. — Vergleichen wir nun die relativ geringe Entwickelung der kutikularen Chordascheide der Plagiostomen mit ihrer mächtigen Entfaltung bei den Cyklostomen und Stören, so darf nicht übersehen werden, dass den letzteren eine äussere zellige Chordascheide fehlt, und dass die Entwickelung einer solchen bei den Plagiostomen mit ein Grund sein wird, dass die davon überdeckte Kutikularscheide auf ihrer primitiven Bildungsstufe zurückbleibt.

Alle Plagiostomen besitzen um die Wirbelsaite und ihre Cuticula eine Zellenschicht, welche nicht nur später sondern auch schon bei ihrem ersten Entstehen von den Bögen geschieden ist und sich als eine der Chordaoberfläche angepasste Röhre darstellt. Sie verdient daher mit Recht den ihr schon früher verliehenen Namen einer Chordascheide, die als äussere und zellige von der inneren Kutikularscheide zu unterscheiden ist. Die erste Anlage dieser äusseren zelligen Chordascheide hat Balfour als eine der kutikularen Chordascheide eng angeschlossene, aus homogener Grundsubstanz und darin koncentrisch eingelagerten Kernen bestehende dünne Gewebsschicht beschrieben (No. 3 S. 416—418), welche nach aussen durch die Elastica externa Kölliker's (Limitans externa Gegenbaur) begrenzt wird. Ueber ihren Ursprung gibt Balfour keinen bestimmten Aufschluss, neigt aber zu der von W. Müller, Gegenbaur und mir ausgesprochenen Ansicht (vgl. N. 13 S. 420), dass sie von dem die Chorda umgebenden Gewebe abstamme. Ich bin jetzt im Stande, diese Ansicht sowie Balfour's übrige Angaben durch unmittelbare Beobachtungen zu bestätigen. Bei meinen jüngsten Scylliumembryonen (23 mm) fand ich rundum auf der ganzen kutikularen Chordascheide eine einfache Zellenlage, welche sich jedoch nur dadurch von dem angrenzenden lockeren Bildungsgewebe abhob, dass ihre Zellen sich unter einander berührten, also eine hautartige, aber nach aussen noch nicht abgesonderte Schicht bildeten (Taf. XXIX Fig. 13). Sie ist folglich nur eine Verdichtung jenes alle Hauptanlagen des Embryo gleicherweise umhüllenden Bildungsgewebes an der Oberfläche der

Wirbelsaite. Auf Flächenansichten stellen sich die Zellen dieser Schicht ebenso indifferent rundlich dar wie auf Querdurchschnitten. An den wenig älteren Embryonen von 27 mll lag an derselben Stelle eine ohngefähr ebenso dicke (2—4 μ) Gewebsschicht, welche aber auf Querdurchschnitten nach aussen durch einen sehr scharfen, bei starker Vergrösserung doppelt konturirten Saum, den Ausdruck einen feinen Caticula, glatt abgeschlossen erschien, und wie Balfour beschrieb, scheinbar aus einer homogenen Grundsubstanz mit koncentrisch gelagerten Kernen bestand (Fig. 14). Flächenansichten zeigen aber auf das unzweideutigste, dass die vermeintlichen Kerne ganze spindelförmige und in zwei Fadenenden ausgezogene Zellen sind, welche dicht gedrängt und streng koncentrisch in einer Intercellularsubstanz liegen (Fig. 17). Desshalb halte ich es aber auch für mehr als wahrscheinlich, dass diese Spindelzellen nicht einfach identisch sind mit den ersten Bildungszellen, welche sich unmittelbar berührten, sondern dass die dem Ansehen nach feste und durch eine feine Cuticula nach aussen abgeschlossene Grundsubstanz aus einer Verschmelzung der peripherischen Theile jener Bildungszellen hervorging, während deren innere die Kerne enthaltenden Theile allein die späteren Spindelzellen bildeten. Wenigstens fehlt mir jede Vorstellung von einem anderen Ursprung jener festen Intercellularsubstanz zwischen den sich anfangs allseitig berührenden Bildungszellen, wogegen auf der anderen Seite meine obige Ansicht durch eine ganze Reihe von Analogien gestützt wird. Abgesehen von dem nächstliegenden Beispiele der Knorpelbildung bei den Cyklostomen, wovon ich in meinem letzten Aufsatze sprach (N. 14), erinnere ich daran, dass die äussere Chordascheide der Amphibien nach meinen Beobachtungen wesentlich in der gleichen Weise aus dem die Chorda umgebenden Bildungsgewebe entsteht (N. 13 S. 357. 377. 394).

Beachtet man, dass die zwei beschriebenen Entwickelungsstufen der äusseren Chordascheide zeitlich nahe zusammenstehen, so wird man ferner die verschiedene Form der runden Bildungszellen und der aus ihren Centren hervorgehenden Spindelzellen sehr auffallend finden. Doch scheint mir eine Erklärung dafür nicht fern zu liegen. Die röhrenförmige Anlage der ganzen Scheide dehnt sich natürlich entsprechend dem Wachsthum der von ihr eingeschlossenen Chorda aus; diese verlängert sich aber in der betreffenden Zeit sowie die ganzen Embryonen nur um $^1/_6$ (23:27),

während ihr Durchmesser wie schon erwähnt, von 150—200 auf c. 400 μ steigt, sodass also auch die äussere Scheide in derselben Zeit eine ganz überwiegende und rasche Ausdehnung in koncentrischer Richtung erfährt, was zunächst in der gleichsinnigen Streckung der Zellen zum Ausdruck kommt.

Gegenüber der Ansicht Gegenbaur's, dass die Anlage der äusseren Chordascheide wenigstens zum Theil von den Bogenbasen herrühre (N. 9 S. 126), muss ich besonders hervorheben, dass an den jüngsten meiner Scylliumembryonen, wo die erste Anlage der Chordascheide bereits zu erkennen ist, weder von Bogenanlagen noch von einer ihre Stelle einnehmenden besonderen skeletogenen Schicht irgend eine Spur zu entdecken war. Der Zwischenraum zwischen dem Rückenmark, der Wirbelsaite, den Muskelplatten und den Ganglien wird von einem ungesonderten und gleichmässigen lockeren Bildungsgewebe eingenommen, welches sich zur Bildung von Skeletanlagen zunächst an der Oberfläche der Wirbelsaite verdichtet, sodass die daraus hervorgehende röhrige äussere Chordascheide als ganz selbstständige Anpassung an die cylindrische Chorda aufzufassen ist (Fig. 13. 15). Hasse ist wenigstens für die lebenden Vertebraten meiner Auffassung beigetreten (N. 19 S. 3). Dagegen hat er über die genetische Bedeutung der äusseren Grenzmembran (Limitans ext.) dieser Schicht eine Ansicht aufgestellt, der ich nicht beipflichten kann. Jene Limitans soll nämlich keine Cuticula sein, sondern innerhalb der skeletogenen Schicht durch den gegeneinander gerichteten Wachsthumsdruck der äusseren Chordascheide und der Bogenbasen, und zum Theil aus Zellen entstehen (N. 17 S. 237. 250). Diese aus der Untersuchung der fertigen Theile entsprungene Vorstellung von deren Genese wird aber durch die Entwickelungsgeschichte nicht bestätigt. Die Limitans ext. erscheint sofort nach dem Auftreten der Aussenscheide, wenn dieselbe nur an ganz beschränkten Stellen mit den Bogenbasen zusammenstösst, zum grössten Theil aber an das lockere Bildungs- und spätere Bindegewebe angrenzt (Taf. XXIX Fig. 16, Taf. XXX Fig. 26); sie entsteht also thatsächlich ganz überwiegend an der freien Oberfläche des ganzen Wirbelkörpers, an der sie noch längere Zeit liegen bleibt, sodass dabei von dem erwähnten Wachsthumsdruck nicht wohl die Rede sein kann, die Uebereinstimmung mit anderen Kutikularbildungen aber nicht zu verkennen ist. Dass sie später mit Fasern und Zellen des sie umwachsenden

Bogenknorpels verschmilzt, berechtigt nicht, diese letzteren dem Bestande der Limitans hinzuzurechnen.

Der geschilderte Zustand der äusseren Chordascheide erhält sich während einer nicht ganz kurzen Zeit, indem nur ihre Mächtigkeit merklich wächst: von 2—4 μ bei den 23 mm langen Scylliumembryonen nimmt sie rasch zu bis zu 10 und 18 μ bei den 32 und 42 mm langen Embryonen. — Ein solches gleichmässiges Fasergewebe hat Gegenbaur von 5 cm langen Acanthias beschrieben (N. 9 S. 131); ich fand es noch bei solchen von 6 cm sowie bei 55 mm langen Embryonen von Torpedo (Taf. XXXIII Fig. 57). Die relativ lange Dauer dieser einfachen und gleichmässigen Form der jungen Chordascheide dürfte aber dafür sprechen, dass wir darin denjenigen Zustand vor uns haben, in welchem dieselbe in der phyletischen Entwickelung wenigstens der Selachier zuerst auftrat. Wie man aber eine solche Gewebsform zu bezeichnen habe, wird sich erst nach der Untersuchung ihrer weiteren Umbildungen erörtern lassen.

Es ist mir zweckmässig erschienen, die morphologischen und histiologischen Umbildungen der äusseren Chordascheide, welche eben zur Bildung der Wirbelkörper führen, zuerst an einem einzelnen Beispiel zu schildern, um daraus die allen Plagiostomen gemeinsamen Haupttheile des Wirbelkörpers im allgemeinen kennen zu lernen. Eine vergleichende Betrachtung der einzelnen Erscheinungen bei den verschiedenen Arten wird dann um so leichter durchzuführen sein. Zu jenem Beispiel habe ich Acanthias gewählt, weil mir von diesem Hai sowohl sehr frühe als auch die vollendeten Zustände der Wirbelkörperbildung zu Gebote standen. An den Embryonen von 22 cm Länge bildete die äussere Chordascheide eine noch ziemlich gleichmässige dicke Röhre um die Wirbelsaite, indem sie vertebral, d. h. im Bereich der ihr anliegenden oberen und unteren Bogenbasen und in geringerem Grade auch an den schmäleren intervertebralen Abschnitten oder den Intervertebralringen nur leichte Anschwellungen gegen die Wirbelsaite zeigte, denen an der Aussenseite kaum merkliche Einsenkungen entsprachen (Taf. XXX Fig. 32). Der Eindruck dieser Biegungen wird aber unzweifelhaft verstärkt durch die innere gewebliche Sonderung der ganzen Scheide. Vertebral unterscheide ich an derselben drei koncentrische Zonen (Fig. 30. 32). Die Aussenzone besteht aus Hyalinknorpel, ist in der Wirbelmitte am dicksten

und läuft gegen den vorderen und hinteren Intervertebralring mit scharfem Rande aus, so zwar, dass ihre Aussenfläche unmerklich konkav ist, ihre Innenfläche aber gegen die übrige Masse der Scheide deutlich konvex vorspringt. Diese oder die Mittel- und Innenzone erscheinen daher beide in der Mitte leicht eingeschnürt, im ganzen also sanduhr- oder doppelkegelförmig gebildet. Die Mittelzone verläuft gleichmässig längs der ganzen Aussenzone, die Innenzone ist aber kürzer als die beiden anderen, indem sie früher in die Anschwellung des Intervertebralrings übergeht. Die Mittelzone ist geweblich von dem aussen angrenzenden Knorpel einmal dadurch unterschieden, dass ihre leicht faserige, noch nicht verkalkte Grundsubstanz (Fig. 32 stellt ein etwas älteres Stadium dar) sich bei künstlichen Tinktionen ebenso leicht und lebhaft färbt wie die die Wirbelsäule umgebenden Bindegewebshäute, was beim Knorpel nicht der Fall ist; einen weiteren Unterschied begründet die Eigenthümlichkeit der Zellen der Mittelzone. Im Querdurchschnitt der ganzen Wirbelanlage erscheinen dieselben lang spindelförmig und koncentrisch geordnet; die beiden fadenförmigen Enden verlieren sich in der faserigen Grundsubstanz. Es ist also dasselbe Bild, welches früher die ganze Zellenscheide darbot. Auf Längsdurchschnitten erkannte ich aber im Umfange jeder Zelle eine sehr dünne helle Zone, von welcher eben solche, zum Theil verzweigte Fortsätze nach allen Seiten die Intercellularsubstanz durchzogen, um mit einander zu anastomosiren und so ein zartes aber deutliches Netzwerk zu bilden (Fig. 33). An einigen anderen, scheinbar gleich alten Acanthiasembryonen war diese Mittelzone bereits zum Theil verkalkt, wobei jene hellen Zonen mit ihren Ausläufern strahlige Knochenkörperchen, die Zellen deren Inhalt darstellten. Nach diesem Befunde wären die Strahlen der Knochenkörperchen als eine Art präexistirender Saftkanälchen in der Intercellularsubstanz des verkalkenden Gewebes aufzufassen und kann die Bedeutung desselben nach erfolgter Verkalkung als echter Knochensubstanz wie mir scheint nicht bestritten werden[1]. — Die dicke aber kurze Innenzone besitzt ebenfalls

---

1) Freilich nennt Gegenbaur dasselbe Gewebe der Dornhaie „Knorpelknochen“ und fügt hinzu: „Wirklicher Knochen (Bindegewebsknochen) ist es auf keinen Fall (N. 7 S. 68); und auch Kölliker stellt das Vorkommen von echtem Knochen bei den Selachiern in Abrede (N. 21 S. 96). Diese Ur-

lange, im allgemeinen koncentrisch geordnete Spindelzellen, aber ohne die ebengenannten strahligen Figuren und ihre faserige Intercellularsubstanz nähert sich durch grössere Festigkeit und geringere Neigung zur Färbung der Grundsubstanz des hyalinen Knorpels.

Diese drei eben beschriebenen vertebralen Zonen der äusseren Chordascheide sind übrigens nicht scharf getrennt, indem sich an den Grenzen Uebergangsformen finden; an den Intervertebralringen gehen sie gemeinsam in das gleichmässig weiche Gewebe der letzteren über, dessen koncentrische Faserzellen sehr dicht gedrängt stehen.

Vergleicht man mit diesen embryonalen Wirbelanlagen die Wirbelkörper erwachsener Dornhaie, so lassen sich die geschilderten Zonen leicht wiedererkennen (Fig. 34). Die Doppelkegelform der knöchernen Mittelzone ist viel stärker ausgeprägt und ihre Ränder sind über die Grenzen der knorpeligen Aussenzone hinausgewachsen, welche letztere in Folge der stärkeren Ausschweifung des Kochens entsprechend dicker geworden ist. An diesem Knochen lassen sich nun leicht zwei Schichten unterscheiden. Die innere und dünnere zeigt die erwähnten zellenhaltigen und mit Ausläufern versehenen Knochenkörperchen, repräsentirt also die ebenso gebildete embryonale Knochenlage, welche wesentlich an den Rändern und auf Kosten des embryonalen Intervertebralrings wuchs; in der dickeren äusseren Knochenschicht umschliesst aber die verkalkte Grundmasse grössere runde Knorpelzellen, sodass dieser Theil unzweifelhaft durch Verkalkung des angrenzenden Knorpels entstand. Die Innenzone bildet nur in der Mitte des vertebralen Abschnitts einen hyalinknorpeligen Ring, welcher mit stark konvexer Fläche gegen die Wirbelsaite vorspringt und sie zu einem festen Strang zusammenschnürt. Die vorderen und hinteren Randtheile derselben Zone sind zu einer dünnen bindegewebigen Auskleidung des Knochenkegels geworden. — Der Intervertebralring endlich erscheint relativ verschmälert, aber noch immer gegen die Wirbelsaite verdickt, sodass dieselbe dort durchaus nicht so zugenommen hat, als es die weiten Oeff-

theile erklären sich eben daraus, dass beide Autoren in der Mittelzone nur einfache Spindelzellen gesehen, aber die sie einschliessenden Knochenkörperchen nicht erkannt haben.

nungen der gegeneinander gerichteten Knochenkegel erwarten lassen könnten. Das Gewebe des Intervertebralrings ist aussen, wo er die einander zugekehrten Knochenränder verbindet, straff, sehnenartig; weiter nach innen ist es weich, im Centrum sogar ohne deutliche Textur, wie in Auflösung begriffen, während es lateralwärts bindegewebig wird und an der Innenfläche der Knochenkegel in die gleichgebildeten Randtheile der Innenzone übergeht.

Die gröbere morphologische und die gewebliche Umbildung der äusseren Chordascheide der anderen von mir untersuchten Plagiostomen bietet im allgemeinen eine Wiederholung der von Acanthias beschriebenen Erscheinungen dar: die Sonderung der vertebralen und intervertebralen Abschnitte, die Doppelkegelform der ersteren, ihre Schichtung in drei Zonen, und anderseits die mehr bindegewebige Bildung des Intervertebralrings, die Verkalkung der Mittelzone und knorpelige Beschaffenheit der beiden anderen Zonen — dies Alles kehrt unter gewissen Modifikationen immer wieder. Es wird dadurch möglich, nunmehr einen für die Vergleichung bequemeren Weg der Untersuchung einzuschlagen, und die einzelnen hauptsächlichen Bildungsmomente der äusseren Chordascheide je durch die ganze Reihe der oben verzeichneten Gattungen und Arten zu verfolgen. Betrachten wir daher zunächst die verschiedenen Gewebe, welche in den einzelnen Zonen und Abschnitten miteinander abwechseln, aber, wie wir nach den Befunden an den jüngsten Embryonen von Scyllium, Acanthias und Torpedo schliessen dürfen, überall aus dem gleichen Faserzellengewebe hervorgehen.

Sehr belehrend sind für unseren Zweck die jungen Embryonen von Mustelus laevis, deren Wirbel noch keinerlei Verkalkung zeigten (vgl. Taf. XXXI Fig. 36). Die äusserste Schicht der zelligen Chordascheide war einfach hyalinknorpelig mit kleinen rundlichen Zellen; daran stiess nach innen eine mässig starke Knorpelschicht mit grossen und langgestreckten, koncentrisch gelagerten Zellen, welche also der Form und Lage der ursprünglichen Faserzellen noch ziemlich nahe standen. Der dickste innere Theil der Scheide zeigte noch jenes frühere Gewebe, nur mit vermehrter Grundsubstanz. Es beginnt also offenbar die Bildung des Hyalinknorpels aussen und schreitet allmählich nach innen fort; und wenn wir dann bei den älteren Mustelusembryonen gerade die hyaline Aussenzone mit den kleinen rundlichen Zellen am stärksten an-

treffen, so ist es weniger wahrscheinlich, dass diese allein so überwiegend aus sich herausgewachsen ist, als dass sie durch den Fortschritt jener Gewebsbildung nach innen unter Theilung der langen Knorpelzellen zunahm. Dann wird auch die verkalkte Mittelzone dieser älteren Thiere nicht die Stelle der früher langzelligen Knorpelschicht einnehmen, sondern weiter einwärts entstanden sein; findet man endlich nur in den äusseren Schichten dieser Verkalkungszone runde Knorpelzellen, in den innersten dagegen zackige Knochenhöhlen, und in der Innenzone noch keine fertigen Knorpelzellen, so darf man schliessen, dass die Verkalkung wenigstens zum Theil ein Gewebe traf, welches die Knorpelbildung noch nicht erreicht hatte, wenngleich derselben näher stand als der entsprechende Theil von Acanthias. Nach der Form der Zellen zu urtheilen gilt dasselbe von den Hundshaien, welche noch im erwachsenen Zustande an jener Stelle zackige Knochenhöhlen besitzen (vgl. Fig. 24). — Die von mir untersuchten Scymnus-Embryonen stimmten in der gedachten Umbildung mit denen von Mustelus laevis überein. Carcharias, Squatina und die Rajidae besitzen dagegen in der Mittelzone einen echten verkalkten Hyalinknorpel.

Das Gewebe der Innenzone unterscheidet sich von dem gewöhnlichen Hyalinknorpel, wie er in der Aussenzone aller Plagiostomenwirbel vorkommt, weniger durch die Grundsubstanz als durch die Form der Zellen. Dieselben sind bei den meisten Plagiostomen, in deren Wirbeln die Verkalkung bereits eingetreten ist, langausgezogene Spindelzellen, noch ziemlich koncentrisch gelagert, sodass ihre Form an Querdurchschnitten immer noch deutlicher ist als bei einer anderen Schnittrichtung. Mag auch diese Zellenform in erwachsenen Thieren abändern und in die rundliche übergehen, so beweist doch jener Befund, dass die Innenzone viel langsamer sich in vollkommenen Knorpel verwandelt als die Aussenzone und in jenen Spindelzellen viel länger ein Hauptmerkmal des ursprünglichen Gewebes behält. Bei Mustelus und Squatina bilden sie sich aber in einer ganz anderen Richtung weiter aus. Bei den ersteren zeigen sie ausser einem geschlängelten Verlauf bisweilen bereits Verzweigungen ihrer fadenförmigen Enden (Fig. 36), und Squatina besitzt an derselben Stelle durchweg Zellen von so mannigfaltiger und wunderlicher Gestalt, dass sie sich in Kürze gar nicht beschreiben lässt. Die untere Zellengruppe a in Fig. 45

ist in natürlicher Lage dargestellt; dort sieht man die Kerne meist in ein zartes Protoplasma eingeschlossen, an welches sich von zwei Seiten her die getrennten glänzenden Massen des übrigen gekrümmten, zackig ausgeschnittenen und verzweigten Zellenkörpers anlagen; in der oberen Gruppe b geht die einseitige geweihartige Verzweigung kontinuirlich von dem einfach runden kernhaltigen Zellentheil aus. Ich habe keine Gelegenheit gehabt, ausser den nahezu reifen Embryonen auch erwachsene Meerengel zu untersuchen; Hasse, der solche untersucht hat, erwähnt jene besonderen Zellenformen der Innenzone nicht (No. 16 S. 16).

Nicht geringer ist die Verschiedenheit des Gewebes in den Intervertebralringen. Im allgemeinen bleibt dasselbe weich und faserig und scheint von dem ursprünglichen Gewebe der ganzen Scheide sich am meisten zu entfernen. Nur muss hervorgehoben werden, dass seine äussersten Schichten, welche die gegeneinander gerichteten Ränder der Knochenkegel verbinden, durchweg stärkere, straffere und von einem Wirbel zum anderen hinziehende Fasern erhalten, mit anderen Worten sehnenartig werden und als wirkliche Intervertebralligamente bezeichnet werden dürfen (Taf. XXX Fig. 29, 34). Die inneren Schichten können sich, namentlich wenn sie schwach entwickelt sind, jenen Ligamenten anschliessen, wie ich es bei Scyllium, Mustelus und Carcharias zu sehen glaube (Fig. 29, 42). Bei Acanthias finden wir eine massigere Entwickelung des inneren Intervertebralgewebes, sodass es wie erwähnt gegen die Wirbelsaite wulstig vorspringt (Fig. 34); doch ist es dort offenbar einer regressiven Metamorphose anheimgefallen. Dagegen sind die gleichen Theile von Squatina und den Rajidae bei einer ähnlichen Wucherung geweblich weiter entwickelt; an den jungen Nagelrochen erschienen sie knorpelähnlich (Taf. XXXII Fig. 55), bei Squatina [1]) und Torpedo sogar völlig knorpelig, sodass auch die Zellenkapseln deutlich erkennbar waren (Taf. XXXI Fig. 44, Taf. XXXIII Fig. 62. 63). Dort hat sich also der Intervertebralring völlig in ein äusseres Ligament und einen inneren Knorpel gesondert, der mit dem Intervertebralknorpel niederer Urodelen um so grössere Uebereinstimmung

1) Hasse nennt das bezügliche Gewebe von erwachsenen Meerengeln „Faserknorpel mit spindelförmigen Zellen" (a. a. O.).

zeigt, als er sich ebenfalls mit einer Knorpelschicht an der Innenseite der beiderseitigen Knochenkegel fortsetzt.

Suchen wir uns nun die allgemeinen Ergebnisse der voranstehenden histiogenetischen Untersuchung zu vergegenwärtigen, so erhebt sich zunächst die Frage: wie lässt sich das allen späteren Umbildungen der äusseren Chordascheide zu Grunde liegende Gewebe bezeichnen? Kölliker nennt es eine „Bindesubstanz mit spindelförmigen Zellen“ (N. 21 S. 75), Gegenbaur einfach Fasergewebe (N. 9 S. 131), wogegen Cartier von einem Faserknorpel der noch ungesonderten äusseren Chordascheide spricht (N. 4 S. 66). Wegen seiner Beschaffenheit und seiner Dauer kann es meines Erachtens nicht einfach als indifferente embryonale Anlage der später aus ihm hervorgehenden Gewebe gelten; und da die Bezeichnungen „Bindesubstanz“ und „Fasergewebe“, obgleich sie einen gewissen Gegensatz zum Knorpel ausdrücken sollen (a. a. O.), doch zu unbestimmt sind [1]), so hat man sich wohl dahin zu entscheiden, jenes Grundgewebe der äusseren Chordascheide entweder als bindegewebige oder als knorpelige Substanz aufzufassen. Nun ist es klar, dass für die nähere Bestimmung des Knorpels man von dem Gewebe, welches zuerst diesen Namen führte, dem Hyalinknorpel auszugehen hat; von diesem führen freilich die verschiedensten Uebergangsstufen bis zum fibrillären Bindegewebe hinüber, doch wäre es unpassend, dieselben schlechtweg als Knorpelgewebe zu bezeichnen, weil ihre Reihe am andern Ende an den Hyalinknorpel anschliesst. Die charakteristischen Merkmale des letzteren sind 1. die hyaline Grundsubstanz, 2. die eingekapselten Zellen; da Beides in unzweifelhaft anderen Geweben fehlt, so könnte der Begriff des Knorpels füglich auch auf solche Formen ausgedehnt werden, an denen zwar der eine jener Bestandtheile völlig umgewandelt, z. B. die Grundsubstanz in Fibrillen zerfallen ist oder die Zellen von der Beschaffenheit der Knorpelzellen sich soweit entfernen wie in der Innenzone von Squatina — wenn nur je der andere Bestandtheil dem Hyalinknorpel entspricht. An dem „Fasergewebe“ der äusseren Chordascheide existiren nun weder eingekapselte Zellen noch eine hyaline Grundsubstanz. Ersteres ist

1) Eine Bindesubstanz mit Spindelzellen ist auch der unzweifelhafte Knorpel der Innenzone, und Fasergewebe kann ebenso gut ein fibrilläres Bindegewebe und mancher Faserknorpel heissen.



ohne weiteres, der Mangel einer solchen Grundsubstanz aber durch künstliche Färbungen nachweisbar. Dabei färbt sich nämlich jenes Fasergewebe ebenso schnell und lebhaft wie dichtes Bindegewebe, entkalkter echter Knochen u. s. w., während die Grundsubstanz des Hyalinknorpels unter denselben Umständen kaum oder ganz leicht tingirt erscheint. Dies tritt besonders grell hervor an solchen Objekten, wo die Aussenzone bereits hyalinknorpelig ist, die Mittelzone aber die ursprüngliche leicht faserige Grundsubstanz noch bewahrt hat; dann erscheint schon nach mässiger Färbung die Mittelzone auf Querdurchschnitten als lebhaft rother Ring inmitten des weissen Knorpels.

Das primitive Fasergewebe der äusseren Chordascheide stellt sich also histiologisch nicht als Knorpel irgend welcher Art dar; und es bliebe etwa noch zu erwägen, ob nicht seine Umbildungen es dennoch wenigstens durchgängig als eine Vorstufe der Knorpelbildung anerkennen lassen. Wir sehen die letztere vertebral in der Aussenzone beginnen, um allmählich nach innen fortzuschreiten. Offenbar hängt es daher von dem früheren oder späteren Eintritt der Verkalkung in der Mittelzone ab, ob dieselbe eine bereits fertige Knorpelsehicht oder noch das ursprüngliche Fasergewebe mit mehr oder weniger modificirten Zellen trifft. In dem letzteren Fall kann die erste Kalkablagerung einen echten Knochen erzeugen (Acanthias), an den sich erst sekundär eine verkalkte Knorpelschicht nach aussen anschliesst. Mit jenem Gange der Knorpelbildung hängt es auch zusammen, dass sie in der Innenzone so bereits modificirtes Gewebe antrifft, dass dasselbe entweder gar nicht mehr oder nur unvollkommen knorpelig wird; ersteres in den bindegewebigen Randtheilen (ausgenommen bei Squatina und den Rajidae), letzteres in manchen vertebralen Knorpelringen (Mustelus, Squatina). In den Intervertebralringen endlich zeigt sich der Knorpel geradezu als Ausnahme (Squatina, Torpedo) und dann nur in den inneren Schichten; in der Regel sind sie bindegewebig, ohne dass eine Knorpelbildung vorausgegangen wäre. Es ergibt sich daraus, dass das ursprüngliche Fasergewebe der äusseren Chordascheide der Plagiostomen ebensowohl direkt in nichtknorpelige Gewebe, als in Knorpel, und in letzteren nicht selten nur unvollkommen sich verwandelt. Es kann daher nach seiner weiteren Umbildung ebenso wenig wie nach seiner ursprünglichen Textur einfach zum Knorpelgewebe gerechnet werden; es ist vielmehr eine dem gewöhnlichen

Bindegewebe am nächsten verwandte Form, welche sich nur zum grösseren Theil in Knorpel verschiedener Beschaffenheit, zum Theil in fibrilläres Bindegewebe und gelegentlich selbst in echten Knochen verwandelt.

Es lässt sich daraus, wie schon hervorgehoben wurde, der Schluss ziehen, dass die äussere Chordascheide, also der Haupttheil der definitiven (sekundären) Wirbelkörper der Plagiostomen von einer bindegewebigen Stammform abzuleiten sei[1]). Die Knorpelbildung derselben ist jedenfalls als ein Fortschritt zu bezeichnen, insofern dieses Gewebe, ich möchte sagen plastischer und daher zu einer reicheren Gliederung des Skeletapparats geeigneter ist als Bindegewebe und der direkt entstehende Knochen. Man hat sich aber wohl zu hüten, daraus, dass die Plagiostomen die facultate vortheilhafte reichliche Knorpelbildung der Wirbelanlagen, unter Umständen sogar einen Intervertebralknorpel mit den höheren Vertebraten gemein haben, gleich engere Beziehungen zu vermuthen; denn gerade die vollständigste Verknorpelung der vertebralen und intervertebralen Abschnitte bei den Rajidae leitet nicht wie bei Amphibien und Amnioten eine höhere Bildung und Gliederung der Wirbel, sondern im Gegentheil eine Rückbildung ein, indem dadurch die theilweise Verschmelzung der gesonderten Wirbel herbeigeführt wird. Die Gewebe als solche motiviren die Höhe der Organisation nicht, sondern erst die morphologischen Momente, welche aus jenen Geweben höhere, d. h. leistungsfähigere Organe schaffen. Und bei der folgenden Untersuchung wird sich gerade ergeben, wie diese morphologischen, formbildenden Momente in der Wirbelbildung der Plagiostomen den Fortschritt nicht weiter verfolgen, welcher durch die gewehlichen Anlagen angebahnt war.

Bezüglich der gröberen Formverhältnisse der Wirbelkörper finden wie ebenfalls eine Uebereinstimmung aller Plagiostomen in den Hauptpunkten und Verschiedenheiten im Einzelnen, Untergeordneten, insbesondere in der späteren Um- bez. Rückbildung der Anlagen. — Im Anfange der Wirbelbildung ist die äussere Chordascheide die einzige Grundlage des perichor-

1) Dass hier die niedersten Plagiostomenformen, die Notidaniden nicht berücksichtigt sind, ändert nichts an der Sache, da die Wirbelbildung der letzteren sich im wesentlichen nicht von derjenigen anderer Plagiostomen unterscheidet (N. 20 S. 197, N. 21 S. 51).



dalen Wirbelkörpers; im weiteren Verlaufe der Entwickelung wird sie aber von den sich ihr anschliessenden Basen der oberen und unteren Wirbelbögen in verschiedenem Masse umwachsen; und nachdem die trennende Elastica oder Limitans ext. gänzlich oder bis auf unbedeutende Reste verschwunden ist, verschmelzen die beiderlei Anlagen, Bogenbasen und Scheide, zu einem einheitlichen Ganzen, eben dem definitiven Wirbelkörper. Ich beseichne daher den nur von der Scheide gebildeten embryonalen Wirbelkörper als primären von dem zusammengesetzten sekundären, im Unterschied von Hasse, welcher unter dem „sekundären oder intervertebralen Wirbel", jenen späteren Zustand der Wirbelbildung versteht, wann der ursprüngliche vertebrale Abschnitt auf Kosten des intervertebralen ausgewachsen ist (N. 19 S. 3). Da aber dadurch wenigstens bei den Plagiostomen weder eine Aenderung in der genetischen Zusammensetzung des ganzen Wirbels noch eine bemerkenswerthe Verschiebung im Verhältniss der vertebralen und intervertebralen Abschnitte herbeigeführt wird, so halte ich Hasse's Unterscheidung für entbehrlich, insbesondere da der Ausdruck „intervertebraler Wirbel" nicht allgemein Beifall finden dürfte. Der hier zunächst zur Sprache kommende primäre Wirbelkörper (nach meiner Definition) umfasst also alle aus der äusseren Chordascheide hervorgehenden Bildungen.

Im allgemeinen bestehen die vertebralen Abschnitte der äusseren Chordascheide aller Plagiostomen aus denselben drei koncentrischen Schichten, wie ich sie von Acanthias beschrieb. Von diesen bildet sich die innerste meist bis auf einen gewöhnlich schmalen mittleren Knorpelring zurück und auch die Aussenzone der fertigen Wirbel erscheint formal der Mittelzone untergeordnet, deren hervorragende Form die Aufmerksamkeit ganz besonders auf sich lenkt. Sie stellt eine Knochenröhre dar, welche in der Mitte am engsten, nach beiden Enden sich erweitert, also die Gestalt eines Doppelkegels oder Stundenglases hat. Der Raum zwischen den beiden äusseren, in der Wirbelmitte zusammenlaufenden Kegelflächen wird von der knorpeligen Aussenzone ausgefüllt. Im besonderen kann jene Form der knöchernen Mittelzone variiren, indem sie bald länger ausgezogen (Acanthias, Scyllium, Mustelus, vgl. Fig. 29. 34), bald von beiden Enden her zusammengezogen ist (Carcharias, Squatina, Rajidae Taf. XXXI Fig. 42. 44, Taf. XXXII Fig. 55, Taf. XXXIII Fig. 62), sodass der Doppelkegel eher einer Rolle mit tief-

eingeschnittener Rinne gleicht. Solche Formunterschiede kommen aber nicht nur bei verschiedenen Gattungen und Arten, sondern bis zu einem gewissen Grade an derselben Wirbelsäule vor, so zwar, dass die Verkürzung im allgemeinen in den hinteren Partien des Körpers eintritt (Scyllium, Charcharias u. a. vgl. Taf. XXX Fig. 27. 28), was zum Theil mit der dort stattfindenden Verdoppelung der Wirbel zusammenhängt (N. 13 S. 418). Aber auch das umgekehrte Verhältniss lehrte Kölliker bei Heptanchus kennen (N. 20 Taf. II Fig. 1. 2), sodass wir auf diese Variationen ein besonderes Gewicht nicht zu legen haben.

In jüngeren Embryonen ist diese auf Längsdurchschnitten sofort in die Augen fallende Form der Mittelzone nur mehr angedeutet, entwickelt sich also allmählich (vgl. Fig. 32. 34); dabei schliesst sich ihr die Innenzone in gleicher Weise an, und stellt gewissermassen nur eine innere Auskleidung der ersteren dar, wogegen die Aussenzone, indem sie die äussere Konkavität des Doppelkegels ausfüllt, scheinbar eine ganz andere Gestalt besitzt, nämlich um dessen Mitte am dicksten ist und gegen seine Enden mit scharfem Rande ausläuft. Dies muss die Ansicht nahelegen, dass jene Doppelkegelform der Mittel- und Innenzone durch eine gegen deren Mitte gerichtete koncentrische Wucherung der Aussenzone angelegt und dann fortdauernd weiter ausgebildet werde. Diese Ansicht bestätigt sich aber selbst bei den scheinbar am meisten dafür sprechenden Objekten (Acanthias, Mustelus, Scyllium Taf. XXX, XXXI) nicht. Von einer Formveränderung der erstgenannten Zonen durch ein Einwachsen der Aussenzone kann schon desshalb nicht die Rede sein, weil sie alle schon bei ihrem ersten Erscheinen die beschriebenen Formen aufweisen. Die erste Sonderung der ganzen Scheide besteht in der Verknorpelung der Rindenschicht (vgl. S. 477), welche aber gleich mit einer konvexen Innenfläche auftritt, sodass sie oder die Aussenzone nicht erst sekundär mit ihrem mittleren Theil gegen die übrigen Schichten einwächst (Fig. 37, vgl. N. 4 Fig, 1. 2). Daraus versteht sich, dass bei der darauffolgenden Sonderung der beiden anderen Schichten denselben längs der konvexen Innenfläche der Aussenzone die bleibende doppelkegelförmige Gestalt vorgezeichnet ist. Allerdings ist die letztere, namentlich an der hier zunächst in Betracht kommenden Mittelzone, nicht gleich so scharf ausgeprägt wie später; dies rührt aber nicht daher, dass etwa eine nachträgliche weitere

Einschnürung der Mittelzone stattfindet. Messungen ergeben, dass die Weite der eigentlichen Knochenröhre in der Mitte dieselbe bleibt von der ersten Anlage an bis zu ihrer Vollendung im erwachsenen Thiere[1]). Die Formveränderung des wachsenden Doppelkegels ist daher eine relative, indem er lediglich an seinen beiden Rändern und zwar in den schon gleich anfangs bestimmten Mantelflächen weiter auswächst und durch Verkalkung der anliegenden Knorpelpartien der Aussenzone sich verdickt. Von dem Zeitpunkt an, wo die Mittelzone angelegt wird und verkalkt, um nicht weiter nach innen einzuwachsen, kann natürlich die fortdauernde Einschnürung der Wirbelsaite, welche bis zur völligen vertebralen Durchschnürung führen kann, nur noch durch die Innenzone erfolgen. Diese entwickelt sich bei allen Plagiostomen wie bei Acanthias nicht gleichmässig in allen Theilen, sondern wird in ihren Randabschnitten zurückgebildet, weniger bei Squatina und den Rajidae (Fig. 44, 55, 62), stärker bei Carcharias, Acanthias, Mustelus, Scyllium (Fig. 29. 32. 42), sodass nur ein mittlerer Knorpelring an der engsten Stelle der Knochenröhre die Wirbelsaite zusammenschnürt. Dieses einseitige Wachsthum steht also mit der eigentlichen Doppelkegelform, wie sie sich in der Mittelzone konservirt, in keinem unmittelbaren ursächlichen Zusammenhang; es ändert jene Form ebenso wenig ab, als es durch sie bedingt wird, besonders da es bald früher (Mustelus, Raja), bald später (Scyllium, Acanthias) beginnt.

Es steht also fest, dass die drei vertebralen Zonen der äusseren Chordascheide nicht regelmässig cylindrisch angelegt und dann durch ein ringförmiges Einwachsen der Aussenzone in der gedachten Weise umgebildet werden, sondern gleich in der im wesentlichen bleibenden Form sich aus dem gleichartigen Gewebe der Scheide aussondern. Allerdings wird aber dadurch die Thatsache nicht berührt, dass die Aussenzone auf Längsdurchschnitten sich nicht als eine gleichmässige, in der Mitte einge-

---

1) Bei Scyllium betrug jenes Mass im Schwanze der älteren Embryonen 575 μ, an der gleichen Stelle der Erwachsenen 500 μ, bei Acanthias entsprechend 1500 und 1550 μ. Die Differenzen können um so mehr auf individuelle Schwankungen bezogen werden, als nur im ersten Fall eine Abnahme des Weitedurchmessers, im anderen dagegen sogar eine Zunnahme desselben sich herausstellt.

bogene Schicht darstellt, sondern aussen einen annähernd geraden und nur innen einen konvex vorspringenden Kontur zeigt, und im Zusammenhang damit die ganze Scheide vertebral dicker erscheint. Es könnte daraus gefolgert werden, dass wenn auch das einseitige Einwachsen nicht von der fertigen Aussenzone ausging, es doch an der noch ungesonderten Scheide erfolgte, und so die Doppelkegelform der inneren Schichten zur Folge hatte, in dieser Form zum deutlichen Ausdruck gelangte. Es beruht aber jene Voraussetzung einer solchen Auffassung, nämlich die Vorstellung von jener besonderen Form der Aussenzone, auf einem Irrthum. Die gewöhnlichen Längsdurchschnitte der Wirbel, an denen man die in Rede stehenden Formverhältnisse studirt, täuschen nämlich insbesondere an den in der Entwickelung etwas vorgeschrittenen Embryonen, sehr oft über die wahre Gestalt der Aussenzone. Selbstverständlich wählt man zu solchen Untersuchungen Durchschnitte, welche, sei es senkrecht oder horizontal in die Axe der Wirbelsaite fallen, um die schrägen Durchschnitte der einzelnen Schichten zu vermeiden. Nun ist aber die junge knorpelige Aussenzone in ihrem Umfange durchaus nicht immer gleich dick, sondern wuchert gerade in der genannten Schnittebene, wo sie am längsten von den Wirbelbogenbasen unbedeckt bleibt, zwischen den letzteren nach aussen hervor, ist also an diesen beschränkten Stellen, welche aber gerade in die ausschliesslich untersuchten Längsdurchschnitte fallen, dicker und nach aussen viel weniger ausgeschweift, als sie es in dem grösseren Theil ihres Umfanges, nämlich im Bereich der Bogenbasen, thatsächlich ist. Die letzteren beschränken offenbar das Wachsthum der Aussenzone an den von ihnen bedeckten Stellen und platten sie daher dort in dem Masse ab, als dieselbe dazwischen, in der horizontalen und senkrechten Mittelebene, sich ungehindert ausdehnt. Es liess sich dies bei den Embryonen von Mustelus und Scyllium sehr deutlich (Fig. 18—23, 35, 38), weniger bei den relativ jüngeren Acanthias erkennen; in den Fällen aber, wo die Bogenbasen jenes Hervorwuchern der Aussenzone in der horizontalen Mittelebene des primären Wirbelkörpers entweder gar nicht veranlassen[1]) oder noch nicht veranlasst haben, da fällt auch die obenbezeichnete Täuschung über die ursprüng-

1) Bei Squatina und den Rajidae liegt z. B. der Grund dafür darin, dass obere und untere Bögen seitlich gleich anfangs zusammenstossen (s. w. u.).



liche Form der Aussenzone fort und präsentirt sich dieselbe auf den horizontalen Durchschnitten mit einer der konvexen Innenseite entsprechenden äusseren Konkavität. Schon an der embryonalen Schwanzwirbelsäule von Scyllium erscheint die innere Vorwölbung der ganzen vertebralen Chordascheide kaum stärker als ihre äussere Einsenkung (Fig. 27), und die letztere ist selbst noch an den schon ziemlich vollendeten Wirbeln von Squatina kenntlich (Fig. 44). Den vollkommensten Einblick in diese Formverhältnisse gewann ich aber an den Rochenembryonen. An denen von Torpedo, welche noch eine ungeschichte Chordascheide besassen, war die letztere unter den anliegenden Bogenbasen ohne irgend eine Ungleichmässigkeit gegen die Wirbelsaite eingedrückt (Fig. 58), und bei den etwas älteren Embryonen von Raja war allerdings die Innenzone in der Wirbelmitte bereits stärker vorgewuchert, verliefen aber Aussen- und Mittelzone noch in gleichmässiger Dicke und Biegung (Fig. 46). Die spätere Ungleichmässigkeit der Aussenzone wird aber ausser durch den schon erwähnten Umstand noch dadurch gefördert, dass die Ränder des Knochenkegels (Mittelzone) theils auf Kosten der Randtheile der Aussenzone über sie hinauswachsen, wodurch die letztere in die Konkavität des knöchernen Doppelkegels gleichsam eingedrückt wird und die scharf auslaufenden Ränder erhält. Uebrigens entzieht sich diese spätere Umbildung der Aussenzone meist einer genaueren Untersuchung, indem sie alsbald mit den anliegenden Bogenbasen unter Schwund der Limitans verschmilzt, worauf die ursprüngliche Einschnürung der gesammten Scheide nur noch an dem knöchernen Doppelkegel kenntlich bleibt.

Die voranstehenden Beobachtungen beweisen, dass die Doppelkegelform ursprünglich allen drei vertebralen Zonen der äusseren Chordascheide zukommt und eine Folge nicht eines einseitigen Einwachsens, sondern einer vertebralen Einschnürung der ganzen noch gleichmässigen Scheide ist. Da nun der Einfluss der Wirbelbögen auf die Bildung des primären Wirbelkörpers in der beschriebenen späteren Abplattung ganz evident ist, so halte ich es für unzweifelhaft, dass die Wirbelbögen auch gleich anfangs, indem sie sich zunächst nur vertebral auf die äussere Chordascheide stützen und sie dort zu umwachsen beginnen, deren Ausdehnung ebendort beschränken, also die vertebralen Abschnitte im Vergleich zu den ungehindert sich ausdehnenden Intervertebralringen annähernd ringförmig zusammen-

schnüren. Mit anderen Worten: die Wirbelbögen rufen die Doppelkegelform der primären Wirbelkörper und damit zugleich den Gegensatz von vertebralen und intervertebralen Abschnitten hervor. Und da die Wirbelbögen in Anpassung an die Segmente entstanden, so ist auch die Gliederung des axialen Theils der Wirbelsäule (Chorda, Chordascheide), auf dieselben zurückzuführen, obgleich seine Anlage unabhängig von ihnen erfolgte. Die Segmente bedingen somit die Gliederung der ganzen Wirbelsäule. — Diese Auffassung scheint mir um so gesicherter, als ich durch ganz entsprechende Befunde bei der Wirbelbildung der Amphibien und Amnioten zu den gleichen Schlüssen mich veranlasst gesehen habe (No. 13 S. 383 u. flg.).

Nach der Untersuchung der allgemeinen Formverhältnisse der vertebralen Abschnitte der primären Wirbelkörper habe ich noch einige Besonderheiten derselben bei einzelnen Gattungen hervorzuheben. Kurz erwähnt sei hier die neben der genannten verschiedenen Länge des Doppelkegels ebenfalls wechselnde Breite und Dicke des inneren Knorpelrings (Innenzone), welcher an der Innenseite des ersteren bald nur eine beschränkte Ausdehnung hat (Scyllium, Acanthias, Mustelus) (Fig. 29, 34), bald relativ breiter wird (Carcharias, Squatina, Rajidae) (Fig. 42, 44, 55, 62) und dabei die Wirbelsaite meist zu einem festen, bisweilen verkalkenden Strange zusammenschnürt (vgl. Kölliker No. 20 S. 202, No. 21 S. 67) oder selbst ganz zum Schwunde bringt und sie so in getrennte intervertebrale Stücke theilt (Rajidae, vgl. Kölliker No. 20 S. 227, No. 21 S. 67). — Interessanter sind die sekundären Verkalkungen, welche ausserhalb des knöchernen Doppelkegels im primären Wirbelkörper einiger Selachier Platz greifen. Kölliker und Hasse haben dieselben ausführlich beschrieben (No. 16, 17, 18, 20, 21) und beschränke ich mich daher darauf, ihre allgemeinen Beziehungen bei den von mir untersuchten Thieren festzustellen. Es sind Knorpelverkalkungen der Aussenzone, welche theils koncentrisch um den knöchernen Doppelkegel verlaufen, theils als radiale Längsleisten ihm aufsitzen und alsdann mit demselben im Querdurchschnitt die bekannten Kreuz- und Sternfiguren erzeugen. Die koncentrischen Schichten finden sich bekanntlich bei Squatina (und unter abweichenden Verhältnissen bei Selache, vgl. Hasse No. 18), wo auch die vertebrale Aussenzone von den radialen, Blutgefässe führenden Bindegewebssträngen durchsetzt

wird (Fig. 43, 44). Solche Blutgefässe habe ich übrigens auch an meinen Carcharias gesehen. Die radialen Knochenleisten von Mustelus und Carcharias (Fig. 38, 41), welche zur Bildung der kreuz- und sternförmigen Figuren der Querdurchschnitte führen, haben einen verschiedenen Ursprung. Die schrägen, gegen die Bogenbasen ausstrahlenden Leisten entstehen von der inneren Knochenröhre (Mittelzone) aus und setzen sich centrifugal nach aussen fort, die zwischenliegenden senkrechten und horizontalen Leisten beginnen aber ihre Entwickelung ausserhalb der äusseren Chordascheide und dringen erst nachträglich, nachdem sie dieselbe mehr oder weniger eingedrückt haben, in sie ein, erreichen aber die Knochenröhre bloss an deren Enden. Auf den eigentlichen Ursprung dieser Bildungen werde ich noch zurückkommen. Bei Torpedo wachsen an der inneren Knochenröhre sehr breite senkrechte und horizontale Knochenleisten aus (Fig. 59, 66), deren Kanten jedoch sehr bald sich in besondere schräge Leistchen ausziehen, sodass der Querdurchschnitt zuletzt doch acht schräge Strahlen zeigt (Kölliker No. 20 Taf. III Fig. 5). Bei Raja sah ich die Strahlen dicht an der Knochenröhre, aber doch von ihr getrennt entstehen (Fig. 54). — Ganz anders verhalten sich jedoch die vordersten Wirbelanlagen der Rajidae. Kölliker war anfangs der Meinung gewesen, dass jene bekanntlich untereinander verschmolzenen Wirbelkörper nur aus den um die Wirbelsaite zusammengewachsenen Bogenbasen beständen (No. 20 S. 216, 227, 231), bis er später an Rhinobatus und Taeniura fand, dass auch in jenem Theil der Wirbelsäule eine Fortsetzung der äusseren Chordascheide die Axe der den Wirbelkörpern entsprechenden Knorpelplatte bilde (No. 21 S. 55, 74). Bei meinen jungen Torpedoembryonen sehe ich diese Scheide im vorderen Rumpfabschnitt ohne Andeutung einer Gliederung zwischen den Basen der Bogenpaare verlaufen, sodass also dort nicht eine nachträgliche Verschmelzung der Wirbelkörper stattfindet, sondern solche überhaupt nicht angelegt werden; eine Erscheinung, welche sich nach den früheren Erörterungen daraus erklärt, dass auch die aufeinanderfolgenden Bogenbasen von Anfang an zusammenstossen und verschmelzen. Im Zusammenhang damit fehlt der durchweg hyalinknorpeligen Chordascheide dort noch nach dem Embryonalleben die sonst allgemeine Zonensonderung; doch stellt sich allmählich eine Verkalkung ein, welche eine dachförmige Platte über dem

Rest der Wirbelsaite und darunter eine rinnenförmige Schicht bildet (Fig. 61). Diese inneren Verkalkungen verschmelzen später mit der verkalkten Rinde der seitlich anstossenden Bogenbasen, sodass der primäre Wirbel stets zwischen dieselben eingekeilt bleibt, aber oben und unten von ihnen nicht umwachsen wird. Bei Raja ist derselbe Abschnitt der äusseren Chordascheide nicht durchweg hyalinknorpelig, sondern das ursprüngliche Fasergewebe verknöchert über der Wirbelsaite direkt, wird dort zu einem echten Knochen, welcher seitlich und abwärts in Knorpel mit geschwänzten Zellen übergeht (Fig. 53). Da nun jener Knochen in Form eines flachen Gewölbes über der Wirbelsaite liegen bleibt, der Knorpel aber von beiden Seiten gegen sie einwächst, erhält sie alsbald einen dreieckigen Durchschnitt, um dann gegen den Knochen zusammengepresst in excentrischer Lage ganz zu atrophiren. Sowie dieser Knochen der oberen Verkalkungsschicht von Torpedo entspricht, verkalkt auch bei Raja die Rinde an der Unterseite der Chordascheide, ebenfalls ohne von den Bogenbasen umwachsen zu sein.

Ueber die Intervertebralringe der äusseren Chordascheide habe ich nach dem, was ich darüber bereits gesagt, nicht mehr viel zu bemerken. Ursprünglich stellen sie die weichen Verbindungen zwischen allen drei Zonen der aufeinanderfolgenden primären Wirbelkörper dar (Fig. 37, 46, 58). Sobald aber der knöcherne Doppelkegel in der angegebenen Weise über die Ränder der Aussenzone hinausgewachsen ist, verbindet die äusserste Schicht des Intervertebralrings nur noch die gegeneinandergerichteten Ränder der Knochenkegel, unterhält das fortdauernde Wachsthum derselben und stellt sich zuletzt als ein bindegewebiges Intervertebralligament dar. Die inneren intervertebralen Schichten gelangen dabei zum Theil an die Innenfläche der Knochenkegel, wo sie in die Innenzone übergehen, während sie in der Mitte entweder dem äusseren Ligament sich anschliessen (Mustelus, Carcharias, Schwanzwirbel von Scyllium, Fig. 27, 42), oder nach Form und Gewebe sich besonders weiter entwickeln. Im diesem Falle wachsen sie bald mehr gleichmässig (Acanthias, Squatina, Torpedo, Fig. 32, 34, 44, 62), oder mit deutlich vorspringendem Wulst gegen die Wirbelsaite ein (Raja, Rumpfwirbel von Scyllium[1]), Fig. 29, 55)

1) Beim Uebergang vom Schwanz zum Rumpf wechseln bei Scyllium die Wülste mit den einfachen Intervertebralringen ab.



und sind weicher oder straffer bindegewebig (Acanthias, Scyllium, Carcharias), knorpelartig (Raja, Squatina), oder ganz knorpelig (Torpedo). Eigentliche Gelenkanlagen habe ich nirgends angetroffen, jedoch lässt sich nicht verkennen, dass in dem Intervertebralknorpel von Torpedo die quere Grenzebene zwischen je zwei Wirbelkörpern durch eine besondere Form und Lage der Zellen etwas markirt wird (Fig. 62).

Dadurch, dass die Basen der oberen und unteren Wirbelbögen den primären Wirbelkörper mehr oder weniger umwachsen, entsteht der sekundäre Wirbelkörper. Gewöhnlich verbinden sich jene Basen sowohl oben und unten wie auch seitlich durch dünne Fortsetzungen, welche die ganze Aussenzone bedecken (Acanthias, Scyllium, Mustelus, Carcharias Fig. 38, 41). Bei meiner Squatina waren die Bogenbasen nur seitlich in ihrer ganzen Dicke zusammengeflossen, während sie über und unter dem primitiven Wirbelkörper mit scharfem Rande ausliefen (Fig. 43); eine Verbindung dieser Ränder sah ich nur an der Unterseite der Schwanzwirbel. Bei den Rajidae endlich sind die Bogenbasen je einer Seite in der vorderen Rumpfhälfte von Anfang an in eins verschmolzen und ganz zur Seite des primären Wirbelkörpers gelegen, sodass, wenn man diese gemeinsame Bogenbasis zum sekundären Wirbelkörper rechnet, derselbe eine breite Platte mit etwas verdickter Axe darstellt (Fig. 50—54, 60, 61). Jene erstgenannten Verbindungen der Bogenbasen verkalken später, wobei sie gegen die Wirbelenden hin, wo der Knochelkegel unter der Aussenzone hervortritt, mit demselben verschmelzen (Fig. 29). Diese Verkalkungen können später das Gefüge echten Knochens annehmen (Scyllium, Acanthias); dass aber ein besonderer Periostknochen sich ihnen anschliesse (Kölliker) habe ich nicht zu erkennen vermocht. Aus jener Verkalkung geht entweder eine die Aussenzone des primären Wirbelkörpers deckende Knochenschiene hervor (Acanthias, Scyllium), oder das Verbindungsstück verdickt sich noch im knorpeligen Zustande nach innen und drückt dabei die Aussenzone entsprechend ein, worauf seine Verkalkung sich in den Knorpel der letzteren fortsetzt, bis sie dem knöchernen Doppelkegel nahe kommt oder ihn theilweise erreicht. Auf diese Weise entstehen die schon erwähnten senkrechten und horizontalen Knochenleisten bei Mustelus und Carcharias (Fig. 38, 41). Die Annahme Kölliker's, dass diese Leisten aus Wucherungen des Periosts entstehen, welche zwischen

den Bogenbasen in den primären Wirbelkörper einwachsen, mag sehr nahe liegen, wenn man ältere Bildungsstufen dieses Vorgangs untersucht, wo die Verkalkung mit dem Periost in innigerem Zusammenhange steht, als mit dem Knorpel der anstossenden Bogenbasen, und anderseits mit dem Schwunde der Limitans externa jede Grenze zwischen der äusseren Scheide und den sie umgebenden Geweben verwischt wird (Fig. 41). Doch wird eine solche Annahme durch die Befunde an meinen Embryonen von Mustelus vulgaris widerlegt, indem dort das bindegewebige Periost, der die Bogenbasen verbindende Knorpel und die durch die Limitans begrenzte Scheide deutlich geschieden sind, die Verkalkung aber bereits in jenem Verbindungsknorpel begonnen und zum Theil schon die Limitans überschritten hatte (Fig. 39). Dadurch verliert natürlich der bezügliche dritte der von Kölliker aufgestellten Typen, wenigstens soweit es sich um die von mir untersuchten Plagiostomen handelt, seine Bedeutung; und auch die beiden anderen Typen — Erhaltung der getrennten Bogenbasen oder Verwachsung derselben (N. 21 S. 73—75) — besitzen nur den Werth von zwei sehr nahe zusammenliegenden Entwickelungsstufen an einem beschränkten Wirbeltheile, von denen die frühere nur bei Hexauchus durchweg, bei anderen Arten aber nur stellenweise erhalten bleibt, während die übrigen Theile derselben Wirbel in ganz divergenten Bildungsrichtungen auseinandergehen. Die Kölliker'schen Typen ergeben also keine Entwickelungsreihen von ganzen Wirbeln oder gar von ganzen Wirbelsäulen; und ich halte es überhaupt nicht für möglich, bei den Plagiostomen solche Reihen zusammenzustellen, wie sich aus dem folgenden Rückblick über die Bildung der Wirbelkörper und über den fortschreitenden Entwickelungsgang ihrer einzelnen Theile ergeben wird.

1. Der primäre Wirbelkörper der Plagiostomen geht aus einem die Chorda einschliessenden Röhrenabschnitt der äusseren Chordascheide hervor. Seine Grundform ist ein Doppelkegel, welcher übrigens nur in der frühe verkalkenden Mittelzone ganz deutlich bleibt, und dessen Ränder in die erweiterten Intervertebralringe übergehen. Diese Form und Gliederung zeigt sich jedoch am vorderen Abschnitt des Axenskelets von Raja und Torpedo gar nicht, auch nicht einmal in der Anlage.

2. Das ursprünglich weiche Fasergewebe der äusseren Chordascheide erreicht eine höhere Bildungstufe durch Umwand-

lung in Knorpel. Vertebral tritt derselbe am vollständigsten in den vorderen, weniger in den hinteren Regionen von Torpedo auf, nimmt dagegen schon bei Squatina in der Innenzone, bei Raja namentlich vorn in Folge der direkten Verknöcherung in der oberen Hälfte der ganzen Scheide ab; noch mehr reducirt wird er an denselben Stellen bei Carcharias, Mustelus, Scyllium und Acanthias, dessen Mittelzone ebenfalls direkt verknöchert. Zudem entfernt sich der Knorpel der Plagiostomenwirbel durch die besonderen Zellenformen, aber wieder in anderer als der voranstehenden Reihenfolge von der Textur des gewöhnlichen Hyalin- und Faserknorpels.

3. Die Verkalkungen des vertebralen Knorpels (Doppelkegel der Mittelzone, radiäre und koncentrische Schichten der Aussenzone und der Bogenbasen) erscheinen nach ihrer Masse wieder in einer anderen Reihenfolge der Gattungen; die Rajidae stehen darin am meisten zurück, ihnen schliessen sich Scyllium und Acanthias an, während die Nictitantes und Squatina die umfänglichste Verkalkung besitzen.

4. An der Herstellung des sekundären Wirbelkörpers betheiligen sich die Bogenbasen bei den Rajidae, mit Ausnahme ihrer vordersten Rumpfpartie, am wenigsten; dann folgen Squatina, Carcharias u. s. w.

5. Die Bildung der Intervertebralringe, deren Verknorpelung und Gelenkbildung bei den höheren Vertebraten einen offenbaren Fortschritt bekundet, geht bei den Plagiostomen nach der äusseren Form und dem Gewebe völlig auseinander, indem die Ausbildung der nach innen vorspringenden Wülste, welche eine höhere Entwickelungsstufe darstellen, durchaus nicht mit der Umwandlung in Knorpel zusammenfällt. In ersterer Hinsicht nehmen Acanthias, Raja, Scyllium den ersten, Torpedo einen der letzten Plätze ein; und nach der Knorpelbildung müsste diese Reihe so ziemlich umgekehrt werden.

Ich stelle diese Ergebnisse zu besserer Uebersicht tabellarisch zusammen, wobei jede Reihe den Fortschritt in der jeweiligen Bildung von dem niedersten Zustande an darstellt. (Scymnus habe ich nur in einem sehr frühen Stadium der Wirbelbildung untersucht und daher hier fortlassen müssen; unzweifelhaft steht er in den meisten Stücken neben Acanthias (vgl. N. 20 S. 202). — Die Verbindungsstriche bedeuten Gleichstellung der betreffenden Formen.)

I. Nach der Ausbildung des vertebralen Knorpels:	Acanth.	Must.-Scyll.		Carch.	Raja	Squat.	Torp.
II. Nach der Ausbreitung der Verkalkung und des echten Knochens:	Raja	Torp.	Acanth.-Scyll.		Must.	Carch.	Squat.
III. Nach der Betheiligung der Bogenbasen an der Bildung des Wirbelkörpers:	Raja-Torp.-Squat.			Carch.	Acanth.	Scyll.	Must.
IV. Nach Masse und Form des Intervertebralringes:	Must.	Carch.	Torp.	Squat.	Scyll.	Raja	Acanth.
V. Nach der Knorpelbildung des Intervertebralringes:	Acanth.	Scyll.-Must.-Carch.			Raja	Squat.	Torp.

Die wesentliche Bedeutung dieser Tabelle wird dadurch nicht beeinträchtigt, dass sie nicht alle Familien der Plagiostomen sondern nur die Mehrzahl derselben umfasst; denn nach dem, was uns von den übrigen bekannt ist (vgl. Kölliker, Hasse a. a. O.), würden die vergrösserten Reihen allenfalls nur noch divergenter werden. Jene Bedeutung liegt nun darin, dass die verschiedenen Reihen auch nicht annähernd übereinstimmen, dass also keine von jenen Wirbelformen in der Entwickelung der einzelnen Theile auch nur entfernt gleichmässig fortschreitet oder zurückbleibt, folglich auch keine (vielleicht mit Ausnahme der Notidaniden) im ganzen als höhere oder niedrigere bezeichnet werden kann. Und im Zusammenhange damit zeigt sich, dass Formen, welche sonst in ganz unzweifelhaft naher Beziehung zu einander stehen, wie z. B. Squatina und die Rajidae, in der Wirbelbildung mehrfach ganz auseinandergehen. Fügt man noch dazu, dass nicht selten die Bildungsextreme an einer Wirbelsäule nebeneinander angetroffen werden, so z. B. die bandförmigen und die wulstig einspringenden Intervertebralringe bei Scyllium, so ergibt sich vollends die Berechtigung der Behauptung, dass Entwickelungsreihen der ganzen Wirbelformen bei den Plagiostomen nicht nachweisbar sind und deren Unterschiede denjenigen der übrigen Organisation nicht entsprechen. Die Bedeutung dieser Thatsache büsst nichts ein durch den Hinweis darauf, dass der durch verschiedene Gattungen und Arten repräsentirte Entwickelungsverlauf auch anderer Organsysteme

sich niemals in allen histiologischen und morphologischen Einzelheiten völlig korrespondirend zeige, dass insbesondere die Wirbelbildung auch in anderen Vertebratengruppen ähnliche Unterschiede aufweise. Denn wir haben es bei den Plagiostomen nicht mit untergeordneten Differenzen und einzelnen Ausnahmen in der Wirbelbildung zu thun, sondern mit dem ganz unregelmässigen Wechsel sehr wesentlicher Merkmale höherer und niederer Bildung (z. B. an den Intervertebralringen), obgleich die allgemeinen Wirbelanlagen überall die gleichen sind. Ziehen wir daher andere Vertebratengruppen mit ebenso übereinstimmenden Wirbelanlagen zum Vergleich heran, so finden wir die verschiedenen Wirbelformen entweder in einer fortlaufenden Entwickelungsreihe von niederen zu höheren Zuständen, wie bei den Urodelen, oder doch in einer einzigen Richtung von der Hauptform abweichende Bildungen von mehr untergeordneter Bedeutung, wie es z. B. bei der fälschlich sogenannten epichordalen Wirbelbildung der Anuren der Fall ist. Die weit auffallenderen bezüglichen Unregelmässigkeiten bei den Plagiostomen lassen sich vielmehr nur so verstehen, dass deren Wirbelanlagen in jeder Richtung zu höherer Entwickelung befähigt sind, aber unter wechselnden Umständen bald in dem einen bald in einem anderen Theil zurückgebildet werden; eine Auffassung, welche sowohl die bezeichnete Unregelmässigkeit der fertigen Wirbelkörper erklärt, als auch durch die Entwickelungsgeschichte der übrigen Wirbeltheile, der Wirbelbögen, zu deren Betrachtung ich jetzt übergehe, wesentlich gestützt wird.

b. Die Wirbelbögen und die Rippen.

Balfour will bei Scyllien die ersten Anlagen der Wirbelbögen in Form von zwei oberen und zwei unteren kontinuirlichen Längsleisten gesehen haben, welche der äusseren Chordascheide seitlich aufsitzen, und im Umfange der letzteren durch eine ausserordentlich dünne Membran miteinander verbunden sind (N. 3 S. 417—419). Jede obere Leiste sondert sich darauf in eine fortlaufende Basis, welche vertebral knorpelig, intervertebral faserig ist, und aufsteigende, das Rückenmark umgürtende Bögen, von denen die vertebralen ununterbrochen mit der bezüglichen Basis zusammenhängen (eigentliche Wirbelbögen), die intervertebralen (Interkalarstücke) aber nicht. Aus den unteren Leisten gehen

ebenso basale Theile und entweder abwärts gerichtete Fortsetzungen derselben (untere Bögen des Schwanzes) oder seitliche, zwischen die Muskeln eindringende Auswüchse hervor.

Diese Darstellung Balfour's bestätigt für die Selachier indirekt die von den meisten Autoren angenommene Existenz einer die Wirbelsaite, das Rückenmark und theilweise die hypochordalen Räume kontinuirlich umschliessenden Skeletschicht, innerhalb welcher die Bögen durch gewebliche Differenzirung entständen (vgl. N. 13 S. 403). — Bei meinen Untersuchungen an den gleichen Embryonen von Scyllium haben sich mir aber andere Befunde ergeben.

In den jüngsten, 23 mm langen Embryonen ist der ganze Raum zwischen dem Rückenmarkskanal und den Stammmuskeln von einem gleichförmigen lockeren Bildungsgewebe ausgefüllt, in welchem die Ganglien segmental und dicht an jenem Kanal abwärts verlaufen (Fig. 15). An der Grenzfläche gegen den Rückenmarkskanal schliessen sich die Zellen jenes Gewebes dichter aneinander, ohne dass jedoch eine besondere Schicht dort unterschieden werden könnte. An den nächst älteren Embryonen von 27 mm Länge waren aber bereits verschiedene Umbildungen jenes Gewebes zu beiden Seiten des Rückenmarkskanals bis zur äusseren Chordascheide hinab eingetreten (Fig. 16. 26). Seine innerste Schicht hat sich von unten bis zur halben Höhe des Rückenmarks noch weiter aufgelockert und steht mit demselben in Berrührung; weiter oben läuft sie in die vom Rückenmark noch abstehende, gegen früher kaum veränderte Grenzschicht des Bildungsgewebes aus[1]). Diese lockere Umhüllung des Rückenmarks, welche von unten aufwärts sich allmählich weiter entwickelt, ist die Anlage der Pia mater. Nach aussen von ihr ist das Bildungsgewebe in derselben noch beschränkten Ausbreitung über die untere Wand und die halben Seitenwände des Rückenmarkskanals verdichtet, aber auch schon in verschiedene Theile gesondert. Seitlich liegt der Pia mater an und fliesst mit ihr aufwärts zusammen eine sehr dichte Gewebsschicht, welche in jedem Zwischenraum zwischen zwei Spinalganglien die Anlage je eines eigentlichen Wirbelbogens und seines dahinterliegenden Interkalarbogens schein-

1) Fig. 26 von einem älteren Embryo (32 mm) zeigt diese Grenzschicht über dem Rückenmark bereits verdichtet und verdickt.



bar einschliesst, jedoch so, dass die Hauptmasse dieser Schicht, welche zwischen den Bögen relativ dünn erscheint, die vorgewölbte Innenfläche der Bögen überkleidet, während eine viel schwächere Gewebsverdichtung die letzteren aussen umhüllt. Die im Durchschnitt elliptischen Bogenanlagen wölben also ihre Hülle sowohl nach innen wie nach aussen merklich vor, sodass die Ganglien in den zwischen ihnen gebildeten Buchten ruhen. Sie bestehen aus einer kompakten Masse grösserer aber noch wenig heller Zellen, sind also noch nicht wirklich knorpelig. Die eigentlichen Wirbelbögen, welche dicht hinter den Ganglien, am inneren Rande der noch zarten intersegmentalen Muskelsehnen aufwachsen, sitzen mit verbreiterter Basis den künftigen vertebralen Abschnitten der noch gleichmässigen äusseren Chordascheide auf, aber durch die Limitans externa scharf von ihr geschieden, wogegen die dicht vor den Ganglien befindlichen Interkalarstücke die Intervertebraltheile nicht erreichen (vgl. Fig. 19). Ein kontinuirlicher Zusammenhang jener breiten Bogenbasen einer Seite (Balfour) existirt nicht; sie stehen in keiner anderen Verbindung als die oberen Bogentheile, indem nur die sie innen bekleidende dichte Schicht von einem Bogen zum andern zieht. Auch die einander gegenüberliegenden Bögen besitzen keinen unmittelbaren Zusammenhang; allerdings fand ich dort zwischen der Pia mater und der äusseren Chordascheide die von Balfour erwähnte dünne Membran, welche aber jederseits nicht in die Substanz der Bögen, sondern in deren innere Bekleidung überging. An ihrer Stelle liegt später der basale Theil der Dura mater. Zwischen oberen und unteren Bogenanlagen bestand vollends gar keine Verbindung, sodass die äussere Chordascheide zur Seite der Wirbelsaite noch lange Zeit blossliegt.

Im Schwanze derselben Embryonen sah ich die unteren Bögen ebenfalls mit breiter Basis an der äusseren Chordascheide ansitzen und im engen Anschlusse an die Gefässstämme hinabziehen, ohne zunächst noch die Unterseite der Vene zu erreichen (Fig. 26). Sie waren von einer perichondralen Hülle umgeben, von welcher Verbindungen zwischen den Bögen derselben Seite ausgingen; eine Verbindung von einer Seite zur anderen fehlte aber ebensowohl über wie unter den Gefässen.

Die Veränderungen der Bogenanlagen an den nächstfolgenden Embryonen (32 mm) waren gering aber nicht ohne Bedeutung.

Die Bögen waren sämmtlich weitergewachsen, ohne dass eine besondere kontinuirliche Schicht sich vor ihnen her bildete, innerhalb deren ihre Fortsetzungen gleichsam durch Quertheilung der Schicht entständen (Fig. 26). Freilich findet sich jetzt auch im oberen Umfange des Rückenmarkskanals eine etwas dickere Grenzschicht, in welche die Bögen scheinbar hineinwachsen; aber diese dient zunächst zur Bildung der Rückenmarkshäute und fehlt im Umfange der kaudalen Gefässstämme völlig, wo doch die Bögen offenbar in der gleichen Weise wie oben auswachsen.

Die voranstehenden Beobachtungen liefern uns nun genügendes Material zur Beurtheilung der ersten Entstehung der Wirbelbögen. Zunächst lässt sich ganz sicher behaupten, wie ich schon in der Entwickelungsgeschichte der äusseren Chordascheide nachwies, dass eine für diese letztere und die Wirbelbögen gemeinsame einheitliche Skeletschicht nicht besteht, wie dies auch Balfour's Ansicht zu sein scheint. Aber auch die Wirbelbögen unter sich ermangeln einer solchen gemeinsamen Grundlage, indem nach den angeführten Beobachtungen an eine solche allenfalls nur je für die oberen und unteren Bögen einer Seite gedacht werden könnte. Aber auch diese Vorstellung bestätigt sich nicht. Einmal kann jene Grundlage keine gleichmässig starke Leiste gewesen sein, welche durch Quertheilung in die Bogenanlagen zerfiele (Balfour). Die letzteren sind gleich anfangs mindestens um das Mass ihres eigenen Durchmessers von einander entfernt und nur durch eine dünne, sehr dichte Gewebsschicht verbunden, welche an den Bögen gleichsam in zwei Blätter gespalten ist, mit denen sie dieselben umschliesst. Diese Verbindungshaut kann aber nicht etwa durch nachträgliches Auseinanderrücken der dicken Bogenanlagen, der vermeintlichen Theilungsprodukte der ursprünglichen Leiste ausgezogen sein; denn die betreffenden Embryonen (27 mm) sind nur unbedeutend länger als diejenigen ohne jede Spur von Bogenanlagen (23 mm). Die angeblich kontinuirliche Grundlage für die oberen oder unteren Bögen einer Seite könnte daher unmittelbar vor der sehr frühen von mir beobachteten Entwickelungsstufe lediglich aus spangenartigen Verdickungen und dünnen Verbindungen derselben bestanden haben, sodass die ersteren oder eben die Bogenanlagen von Anfang an getrennt und gleichzeitig mit jener Verbindungshaut auftreten. An den oberen Bögen verwandelt sich nun die letztere nebst ihren Fortsetzungen an der Innenseite

der Bögen, sowie am Boden und später dem Dache des Rückenmarkskanals in die Dura mater, während die äussere Umhüllung der Bögen zu ihrem Perichondrium wird[1]). Es löst sich also dort die ganze vermeintliche Skeletschicht in zwei völlig differente Theile auf, in jene Rückenmarkshaut und diskrete Bogenanlagen, deren Perichondrium mit der ersteren eng zusammenhängt; dass aber trotz dieses Zusammenhangs die beiderlei Theile genetisch völlig zu scheiden sind, lehrt uns der Befund von Petromyzon, wo sie an den Bogenbasen durchweg und in der Kiemengegend sogar längs der ganzen Bögen gar nicht in Berührung kommen (N. 14). Was aber die sehnenartigen Verbindungen der unteren Bögen betrifft, so begründen sie die Annahme einer zusammenhängenden Skeletschicht nicht mehr als etwa die fortlaufende horizontale Sehnenplatte zwischen der oberen und unteren Stammmuskelhälfte des Rumpfes, welche die Rippen einschliesst. Und wollte man dennoch für die unteren Wirbelbögen je einer Körperhälfte eine zusammenhängende Grundlage annehmen, so wäre damit für die Lehre von der einheitlichen perichordalen Skeletschicht nichts gewonnen, und stände jene Annahme ferner im Widerspruch sowohl zu den weniger zweifelhaften Befunden an den oberen Bögen derselben Thiere und, was mir noch wesentlicher scheint, zu der phyletisch ältesten Wirbelbogenbildung bei den Cyklostomen.

Mit Rücksicht auf eben diese Ueberlegungen kann ich meine Ueberzeugung nur dahin aussprechen, dass bei den Plagiostomen ebenso wenig wie bei den Cyklostomen eine skeletogene Schicht als selbstständige und einheitliche Grundlage aller oder gewisser Gruppen von Wirbeltheilen existirt, und dass insbesondere die Wirbel- und Interkalarbögen sämmtlich getrennt voneinander entstehen. Soll aber unter der „Skeletschicht“ weiter nichts verstanden werden als die Gesammtheit derjenigen Abschnitte des interstitiellen Bildungsgewebes, in denen Skelettheile entstehen, so sehe ich weder die Nothwendigkeit noch die Nützlichkeit einer solchen missverständlichen Bezeichnung ein.

1) Dass die später hervortretende Sehnenhaut mit diesen Bogenanlagen nichts gemein hat, geht daraus hervor, dass sie die Wirbeltheile nicht überall unmittelbar überkleidet, sondern im Bereich von Einsenkungen der Wirbeloberfläche durch lockeres Bindegewebe von derselben getrennt sein kann (Taf. XXXI Fig. 41).

Die oberen Wirbelbögen und Interkalarstücke der Plagiostomen werden alsbald hyalinknorpelig und erhalten dann eine dünne Knochenrinde, welche ebenso wie bei den Amphibien aus der äussersten Knorpelschicht entsteht (Fig. 18, 19, 23). An den unteren Bögen zeigt sich dieselbe Erscheinung später und weniger vollständig. Die den Knorpel deckenden Knochenschuppen der Rajidae (Fig. 47, 54, 59—61) schienen mir denselben Ursprung zu haben; und ebenso wie diese merkwürdige Bildung ist auch die erstgenannte Knochenrinde nicht als eine einfache Knorpelverkalkung anzusehen, indem die ursprünglichen Knorpelzellen sich in zackige oder langgestreckte Körperchen verwandeln. An der Innenseite der oberen Wirbelbögen von Scyllium fand ich sogar eine dicke Schicht eines völlig dichten sklerotischen Gewebes ohne sichere Spuren von zelligen Einlagerungen.

Die oberen Wirbelbögen der Plagiostomen behalten ihre schlanke cylindrische Gestalt nur während der Entwickelungszeit; später wachsen sie und die Interkalarknorpel in sagittaler Richtung zu breiten Platten aus, welche mit ihren Rändern fest aneinanderschliessen. Indem dabei die eigentlichen Wirbelbögen von ihren breiten Basen aus sich aufwärts verjüngen, erhalten die Interkalarstücke die umgekehrte dreieckige Gestalt; und dadurch, dass die Ränder dieser Knorpelplatten mit schrägen Flächen aneinandergefügt sind, sodass die Interkalarstücke nach aussen, die Bögen nach innen breiter werden (Acanthias), wird begreiflicherweise ihre Bewegungsfähigkeit nach jeder Seite hin aufgehoben. Bei der festen Verbindung der Wirbelbögen mit den Wirbelkörpern verliert alsdann die Gliederung der Wirbelsäule überhaupt ihre Bedeutung und behält dieselbe nur diejenige Beweglichkeit, welche durch die Elasticität der eng verbundenen Theile bedingt ist. Funktionell steht also die Wirbelsäule der Plagiostomen nicht höher als diejenige der Chimären oder Störe, obgleich morphologisch kein geringer Unterschied zwischen ihnen besteht.

Auch in dieser Umbildung der oberen Wirbelbögen zeigen die Plagiostomen Unterschiede bei den verschiedenen Familien. Bei den Acanthiasembryonen z. B., deren Wirbelbögen in der peripherischen Verknöcherung und in der Umwachsung der primären Wirbelkörper gegen die reifen Scyllien zurückstanden, waren sie doch schon breiter und näher zusammengerückt als bei den letzteren. Und im Zusammenhange damit standen auch die ver-

schiedenen Beziehungen der Nervenwurzeln und der Bögen: bei den Scyllien gingen die Nervenstränge zwischen den cylindrischen Knorpelspangen hindurch, bei Acanthias aber waren sie bereits von den sich sagittal ausdehnenden Knorpelplatten umwachsen, durchbohrten also dieselben[1]).

Was endlich die oberen Verbindungen der Bögen betrifft, so ist namentlich der Umstand bemerkenswerth, dass dieselben meist durch Vermittelung besonderer unpaarer Skeletstücke zu Stande kommen, von J. Müller Intercalaria spinalia genannt (No. 25 S. 91), die ich aber, da sie mit Dornfortsätzen sich nicht vergleichen lassen, die oberen Schlussstücke nennen will. Bei den reifen Scyllien stossen die oberen Enden der Bögen wie der Interkalarknorpel nicht zusammen, und zwischen den einzelnen Paaren derselben liegen linsenförmige Knorpelstücke, welche noch kaum zwischen die Enden der benachbarten Bogenpaare hineinreichen (Fig. 25). Bei den erwachsenen Thieren bleiben die zugespitzten Enden der eigentlichen Wirbelbögen frei, verwachsen aber diejenigen der Interkalarstücke je mit dem davor und dahinter liegenden Schlussstück zu einer Platte. Da nun die Schlussstücke von Anfang an die Enden der Interkalar- und Wirbelbögen aufwärts überragen, so tragen auch sie allein den darüber hinziehenden Kanal (oberer Wirbelkanal) mit dem elastischen Längsbande, ohne jedoch eine rinnenförmige Vertiefung für dasselbe zu bilden, sodass es eine ebene oder konvexe Unterlage hat (Fig. 18, 19, 23). Die oberen Schlussstücke von Mustelus liegen anfangs ähnlich wie diejenigen von Scyllium, wachsen aber sehr bald so weit aus, dass sie miteinander in der Längsrichtung zusammenstossen, und sich tief zwischen die Bögen und Interkalarstücke einkeilen (Fig. 38, 40); oben bilden sie aber zum Theil eine tiefe Rinne für das Band (Fig. 35). — An meinen Carcharias fand ich für jeden Wirbel nur ein grosses Schlussstück, welches auf und theils zwischen den weit auseinanderstehenden Enden der Bögen und Interkalarknorpel lag, hinten spitz in die Höhe ausgewachsen war und hier und dort bereits eine Verschmelzung mit jenen Enden

1) Bei Acanthias durchbohrt die motorische Wurzel den eigentlichen Wirbelbogen, die sensible aber den dahinter gelegenen Interkalarknorpel, während bei Scyllium diese Nerven hinter den betreffenden Knorpelspangen liegen.



zeigte; das Längsband war trotz der vorragenden Spitze sehr deutlich (Fig. 41). Im Rumpfe von Acanthias sind nun die Intercalaria miteinander verbunden, im Schwanze alternirend mit ihnen auch die eigentlichen Wirbelbögen (Fig. 30, 31). Ob dabei Schlussstücke betheiligt sind, konnte ich nicht erkennen, halte es aber mit Rücksicht auf die übrigen Plagiostomen für wahrscheinlich, namentlich da die Wirbelbögen und Intercalaria dieser Thiere, wie erwähnt, bereits viel weiter entwickelt waren als bei Scyllium, Mustelus u. s. w., also die Verschmelzung jener Theile mit Schlussstücken sehr wohl vollzogen sein konnte. Scymnus schliesst sich darin an Acanthias; beiden kommt auch das in einer Rinne ruhende Längsband zu, welches nur hinten, wo die stärksten Flossenträger tief hinunterreichen, zurückgebildet erscheint (Fig. 31). Squatina hat ähnliche nur höhere Schlussstücke wie Mustelus (Fig. 43); über ihnen konnte ich nur gelegentlich Spuren vom Längsbande und seinem Kanal entdecken, welche insofern von Bedeutung sind, als dadurch der vollständige Mangel eines solchen bei den Rochen nicht unvermittelt erscheint und daher deren Schlussstücke ebenso wie bei den Haien sich deuten lassen. Denn sonst könnten gerade die hohen und spitzen, intervertebral etwas eingekeilten Schlussstücke von Torpedo (Fig. 59) zu einem Vergleich mit den sogenannten Dornfortsätzen aber eigentlichen Flossenträgern der Störe Veranlassung geben. Letztere liegen aber stets über dem Längsbande oder dem oberen Wirbelkanal, die genannten Schlussstücke dagegen unter denselben oder wenigstens der dafür bestimmten Stelle. Wäre im oberen Bogenschluss meiner Acanthiasembryonen ein Schlussstück kenntlich gewesen, so würde der Durchschnitt (Fig. 31) den Unterschied der beiderlei Bildungen am prägnantesten zeigen. Raja zeichnet sich dadurch aus, dass seine Schlussstücke in grösserer Zahl und verschiedener Form vorhanden sind. Ganz vorn schien mir der obere Bogenschluss ein direkter zu sein (vgl. Fig. 47—52), sodass die daraus hervorwachsenden seitlichen Knorpelfortsätze zur Anheftung des Schultergürtels ganz wohl mit einem breiten platten Dornfortsatz verglichen werden können (No. 8 S. 81). Im übrigen fehlen aber den Plagiostomen die Dornfortsätze der anderen Vertebraten. Diese Fortsätze kommen nämlich durch eine Verbindung der eigentlichen Wirbelbögen und zwar, wo ein Längsband vorkommt (Ganoiden, Teleostier), über denselben zu Stande. Die Wirbelbögen der Plagiostomen geben aber sehr bald, noch

unter dem Niveau des oberen Wirbelkanals, das Wachsthum in die Höhe auf und bleiben daher getrennt oder wenigstens ohne Verbindung über dem Längsbande. Der dadurch bedingte Mangel an Dornfortsätzen ist also offenbar eine Folge der Rückbildung jener Bögen aus gegeneinander beweglichen aufstrebenden Trägern der Muskelsehnen zu einem festen Plattengefüge um den Rückenmarkskanal. Da nun die Intercalaria sich ganz ähnlich verhalten, so scheint das Auftreten der die oberen Lücken des Rückenmarkskanals unter dem Längsbande ausfüllenden Schlussstücke mit jener Rückbildung in engem Zusammenhang zu stehen, sich daraus zu erklären; und indem dieselben sich gerade mit den Intercalaria zu einem vollkommenen Dach jenes Kanals verbinden, lässt sich das letztere um so eher mit dem unteren (unter dem Längsbande befindlichen) Bogenschluss der Ganoiden und Teleostier vergeichen, als dieser, wie ich bereits andeutete, ebenfalls nicht durch eigentliche Wirbelbögen, sondern durch besondere paarige Stücke gebildet wird, welche durch ihre Einschiebung zwischen die Bögen sich als Intercalaria ergeben. Allen diesen Fischen gemeinsam wäre also der Abschluss des eigentlichen Rückenmarkskanals unter dem Längsbande durch Vermittelung besonderer Schaltstücke; die Verbindung der eigentlichen Wirbelbogenenden über dem Längsbande zu den „Dornfortsätzen“ ist bei Ganoiden und Teleostiern theils angebahnt, theils vollendet, fehlt aber den rückgebildeten Bögen der Plagiostomen (mit seltenen, nicht ganz sicheren Ausnahmen).

Ich wende mich nun zu den unteren Wirbelbögen der Plagiostomen, zunächst der Scyllien, denen sich, wie ich später zeigen werde, die übrigen Haie und Rochen durchaus anschliessen. In der hinteren Schwanzregion der reifen Scylliumembryonen verhalten sich die knorpeligen unteren Wirbelbögen im allgemeinen ebenso wie ich es beim Stör beschrieb, und entsprechen in Gestalt und Lagebeziehungen durchaus den oberen Bögen: mit breiter Basis der äusseren Chordascheide angeheftet, wachsen die anfangs cylindrischen, später durch Verbreiterung abgeplatteten unteren Bögen ebenfalls längs der Innenseite der Stammmuskeln fort, sodass sie bei ihrer Konvergenz die beiden Kaudalgefässe umschliessen und durch keine Schaltknorpel daran gehindert, in einen Dornfortsatz zusammenfliessen, einen Spinalbogen bilden (Fig. 18). Die unteren Bögen der erwachsenen Scyllien unterscheiden sich

von den beschriebenen nur durch eine unebene Knochenrinde, wie denn auch die übrige Darstellung für beide genannten Altersstufen gleichmässig gilt. Jene Uebereinstimmung der oberen und unteren Bögen halte ich auch für keine äusserliche, unwesentliche, sondern für eine Homologie derselben Art wie sie zwischen den korrespondirenden Stücken der rechten und linken Körperhälfte besteht (vgl. No. 13 S. 429).

Um dies näher zu begründen, muss ich zuerst auf die Formverhältnisse der Stammmuskeln aufmerksam machen; dieselben sind im Schwanze nicht nur auf beiden Seiten symmetrisch gleich, sondern auch jederseits in der oberen und unteren Hälfte soweit gleich gebildet, dass die letzteren nach ihrer völligen Trennung ebenfalls symmetrisch gleiche Theile darstellen, welche mit ihren Basen in der Höhe der Wirbelsaite zusammenstossen, mit ihren oberen, bez. unteren Rändern aber sich so an ihre Gegenstücke anlegen, dass sowohl über wie unter der Wirbelsaite ein im Durchschnitt beiläufig dreieckiger Raum entsteht (Fig. 18, 26). In diesen Räumen entwickeln sich nun die Bögen am inneren Rande der intersegmentalen Muskelsehnen (Fig. 16), aus gleichen Anlagen, in der symmetrisch gleichen Gestalt und Verbindung mit der äusseren Chordascheide, sowohl rechts und links, wie oben und unten. Wird nun die relative Uebereinstimmung nach Entstehung und Lagebeziehungen der rechten und linken Bögen als morphologische Gleichwerthigkeit oder Homologie, insbesondere als Homotypie (d. h. Homologie der Gegenstücke vgl. No. 11 S. 67) bezeichnet, so kann nach meiner Ansicht derselbe Name der gleichsinnigen Uebereinstimmung der oberen und unteren Bögen nicht vorenthalten werden, welche ja ebenfalls Gegenstücke nur in einer anderen Richtung sind. Allerdings hat Gegenbaur die Zulässigkeit eines solchen Vergleichs zurückgewiesen, aber nicht, weil die hervorgehobenen übereinstimmenden Momente nicht beständen, sondern mit Rücksicht auf die verschiedenen Contenta der von den oberen und den unteren Bögen eingeschlossenen Räume (No. 6 S. 412). Es ist aber dagegen zu bemerken, dass die ursprünglichen und Hauptbeziehungen der Wirbelbögen nicht in den von ihnen umschlossenen Organen, sondern in den Muskeln, denen sie zur Anheftung dienen, zu suchen sind. Ist dies für Theile des lokomotorischen Skelets eigentlich selbstverständlich, so lässt sich dies für die Wirbelbögen noch insbesondere durch den Hinweis

auf die Neunaugen begründen, bei denen sie zuerst auftreten und wie ich zeigte (No. 14), in der vorderen Rumpfgegend keinerlei Beziehungen zum Rückenmarkskanal erkennen lassen. Die Beziehungen zu den von ihnen eingeschlossenen Organen (Rückenmark, Kaudalgefässe, Baucheingeweide) sind erst sekundär durch die Anordnung der ihre Entwickelung bedingenden Muskeln entstanden, ähnlich wie die Rippen nicht nur in verschiedenen Abtheilungen der Vertebraten, z. B. Amphibien und Amnioten, sondern sogar in den verschiedenen Regionen desselben Individuums, wie ich gerade bei den Plagiostomen zeigen werde, innerhalb der Stammmuskulatur ohne jede Beziehung zur Leibeshöhle bleiben oder als dieselbe in grösserem oder geringerem Masse umschliessende Spangen erscheinen, indem nämlich die zugehörige Muskulatur sekundär eine eigenthümliche Verschiebung erlitt. Auch hat sich Gegenbaur selbst einer solchen Ueberlegung nicht ganz verschlossen, indem er, abweichend von dem oben erwähnten Einwurfe, bei der Deutung von gewissen unteren Wirbelanhängen erklärt, ihre Beziehung zum Kaudalkanal bekunde noch nicht ihre Bogennatur, „denn in diese Beziehung können noch andere Theile eintreten, wie ja das ganze functionelle Verhalten eines Skeletstücks bei der anatomischen Vergleichung in den Hintergrund tritt“ (No 6 S. 365). Ich stütze mich nun genau auf denselben Grund, wenn ich bei der Frage nach der Homotypie der oberen und unteren Bögen zunächst ihre genetischen und Lagebeziehungen zu den Muskeln und dem Axentheil der Wirbelsäule und nicht ihr „funktionelles Verhalten“, d. h. die Beziehungen zu den von ihnen nicht einmal durchweg und vollständig umschlossenen Organen anziehe. Sind nun jene ersteren in der angegebenen Weise übereinstimmend, so können auch obere und untere Bögen als homotype Bildungen bezeichnet werden.

Diese Auffassung kann aber dadurch, dass die bezeichnete Symmetrie zwischen Oben und Unten beim Uebergange in den Rumpf allmählich abnimmt, natürlich nicht beeinträchtigt werden. Denn die Homologie ist nicht an die völlige Gleichheit oder Symmetrie der verglichenen Theile gebunden, sondern wird eben dadurch erwiesen, dass auch scheinbar völlig verschiedene Formen, sei es onto- oder phylogenetisch oder endlich an den Folgestücken desselben Individuums, sich durch allmähliche Uebergänge auf jenen einfacheren Zustand der relativen Gleichheit zurückführen

lassen. Auch dass die Wirbelthiere eine Gleichwerthigkeit oberer und unterer Stücke überhaupt so selten erkennen lassen, dass man von einer solchen bisher kaum gesprochen hat, kann keinen Grund gegen die Aufstellung derselben abgeben, sondern ist nur die natürliche Folge der Besonderheit des Vertebratentypus, in welchem die Verschiedenheit der Rücken- und Bauchhälfte sich so frühe und so stark entwickelt, dass gleiche Lagebeziehungen entsprechender Theile in beiden Hälften meist ausgeschlossen sind. Doch dürften ausser den genannten Muskeln und Wirbelbögen z. B. auch die Rücken- und Afterflossen im allgemeinen als homotype Stücke in dem angegebenen Sinne aufgefasst werden.

Der von den Spinalbögen eingeschlossene Kaudalkanal der Plagiostomen wird durch eine quere sehnige Scheidewand in zwei Räume getheilt, einen oberen Aorten- und einen unteren Venenkanal (Fig. 18—20, 26, 30, 38, 41, 47). Als Ansatzpunkte jener Scheidewand habe ich von Scyllium kurze mediale Fortsätze der Bögen beschrieben (No. 13 S. 434); nach neueren Untersuchungen an einer grösseren Anzahl von Schwanzwirbeln derselben Haie finde ich jene Fortsätze in der Regel nur schwach entwickelt, als flache Buckel, sodass der frühere Befund als Ausnahme bezeichnet werden muss. Dagegen ist eine solche Bildung in ganz prägnanter Weise bei Acanthias entwickelt, sodass wir dort von wirklichen Hämalfortsätzen wie bei den Stören reden können (Fig. 30), mit dem Unterschied, dass die Hämalfortsätze der Dornhaie sich nirgends zu einer kontinuirlichen queren Brücke zwischen beiden Gefässkanälen verbinden. — Gegen die Schwanzwurzel hin verkürzen sich die unteren Bögen der Scyllien ähnlich wie beim Stör, so sehr, dass sie einen geschlossenen Spinalbogen nicht mehr zu Stande bringen; dagegen findet sich an der Aussenseite jedes der getrennten Bögen und genau in die horizontale Grenzfurche beider Stammmuskelhälften hineinragend, ein kurzer höckerförmiger Fortsatz, dessen Bedeutung gleich erörtert werden soll (Fig. 20).

In der Aftergegend, wo die Nieren bereits an die Stelle des Venenkanals getreten sind, haben sich die unteren Bögen bis an die Basis des eben genannten Fortsatzes verkürzt, und wächst hinwiederum der letztere zwischen den beiden Muskelmassen nach aussen merklich ansteigend zu einer langen Spange aus, welche bis an die Haut reicht, wo dieselbe vom Seitenkanal durchzogen wird (Fig. 21). Der zwischen die Muskeln vorgedrungene Seiten-

nerv bleibt dicht über den Knorpelspangen liegen, welche übrigens nicht in einer rechtwinkelig zur Medianebene stehenden Querebene, sondern schräg rückwärts verlaufen, wesshalb sie in den Querdurchschnitten des ganzen Körpers nur stückweise zur Ansicht kommen können. Auch waren diese Seitenfortsätze der unteren Bögen bei meinen Scyllien bereits von ihren Bögen abgegliedert; in ihrer ersten Anlage bei Torpedo und noch bei Mustelus laevis war aber die Kontinuität jener Knorpeltheile noch eine vollständige, der genannte Ursprung der Fortsätze also unzweifelhaft.

Der obige Befund wiederholt sich nun in der ganzen hinteren Rumpfgegend, soweit die Decke der an die Stelle des Kaudalkanals getretenen Leibeshöhle zu beiden Seiten dachförmig abfällt und die genannte Muskelgrenze schräg auf sie stösst: überall steigen die kurzen unteren Bögen an der Innenseite der Stammmuskeln zwischen diesen und den Nieren schräg hinab, und gehen ihre abgegliederten Seitenfortsätze oder die Rippen nicht in gerader Verlängerung ihrer Enden, sondern nach aussen von denselben und unter einem deutlichen Winkel von ihnen ab, um vollständig zwischen den Muskelhälften zu verlaufen (Fig. 22). Rückwärts lassen sich aber diese Rippen successiv bis in jene, zwischen dieselben Muskelhälften vorragenden Seitenhöcker der vorderen kaudalen Bögen verfolgen, wo dieselben unterhalb der Höcker noch weiter abwärts reichen (Fig. 20).

In der Mitte und der vorderen Hälfte des Rumpfes senkt sich die Scheidegrenze der beiden Muskelhäften wenigstens im grösseren medianen Abschnitt so weit, dass sie horizontal gegen die Unterseite der Wirbelkörper ausläuft, und rückt anderseits die untere Muskelhälfte in Folge der noch weiter gediehenen Ausdehnung der Leibeshöhle nach aussen, sodass die letztere eine horizontale Decke erhält (Fig. 23). Im Zusammenhang damit verläuft jeder untere Bogen ebenfalls wagerecht nach aussen und schliesst sich ihm seine Rippe in derselben Richtung an; auch wird ein medialer Abschnitt der letzteren durch das Abrücken der unteren Muskelhälften gewissermassen freigelegt, begrenzt daher unmittelbar die Leibeshöhle gleich dem unteren Bogen. Doch ist diese Lage keineswegs die ursprüngliche; denn an weniger weit entwickelten Embryonen, z. B. von Mustelus laevis zeigten die Stammmuskeln und Rippen auch in der vorderen Rumpfhälfte diejenigen Lagerungsverhältnisse, welche bei den reifen Scylliumembryonen nur noch

in der hinteren Rumpfhälfte bestanden, d. h. die unteren Muskelhälften waren noch kaum seitwärts gerückt und liessen eben nur die künftigen Rippenköpfe, welche mit den unteren Bögen noch kontinuirlich zusammenhingen, unbedeckt (vgl. Fig. 22 und 35). Es erhellt daraus, dass auch die vorderen Rippen unter denselben Verhältnissen entstehen wie die hinteren, und dass die Verschiebung der unteren Stammmuskulatur thatsächlich ein sekundärer ontogenetischer Vorgang ist. Die Kenntniss dieser Thatsache ist aber nicht einmal nöthig, um die vorderen Wirbelfortsätze und -anhänge weiter entwickelter Haie, z. B. unserer Scyllien, richtig aufzufassen. Denn glaubte man in jenen Rippen desshalb, weil sie ähnlich einem kaudalen Bogen an der Innenseite der Stammmuskeln gerade hinziehen und erst mit ihren distolen Hälften, ohne ihre Richtung zu verändern, zwischen die Muskeln eindringen, richtige Homologa unterer Bögen zu erkennen, so muss doch die Reihe der Folgestücke bis in den Schwanz hinein zur Erkenntniss führen, dass jene abgegliederten Stücke oder die Rippen nicht aus Abschnitten der eigentlichen unteren Bögen selbst hervorgingen, sondern aus seitlichen Auswüchsen derselben mit ganz anderen ursprünglichen Lagebeziehungen, deren Anfänge schon an den abwärts verlängerten kaudalen Bögen sichtbar sind. Ja, Balfour hat (No. 3 S. 419) an jüngeren Scylliumembryonen statt blosser Höcker geradezu längliche horizontale Seitenfortsätze jener kaudalen Bögen gesehen, und daraufhin meine schon früher geäusserte Ansicht, dass diese beiderlei Gebilde, Bogen und Seitenfortsatz desselben verschiedener Natur sind und in der Reihenfolge der Segmente nicht ineinander übergehen (No. 13 S. 434), bestätigt. Sowie ich also bei der ersten Aeusserung dieser Ansicht der Auffassung Gegenbaur's entgegentrat, welcher ohne Berücksichtigung der oben erörterten verschiedenen Lagebeziehungen der unteren Bögen und ihrer Seitenfortsätze beide für Homologa erklärte (No. 6 S. 417, No. 10 S. 617), so muss ich auch jetzt gegen den Widerspruch Gegenbaur's (s. u.) auf meiner Ansicht beharren.

Die abgegliederten unteren Wirbelanhänge im Rumpfe der Scyllien, und im weiteren der Plagiostomen überhaupt sind also ganz andere Gebilde als die Pleuralbögen der Ganoiden (und der Teleostier). Diese letzteren dürfen, wie ich zeigte (S. 458) desshalb nicht Rippen genannt werden, weil sie mit den zuerst so benannten Skelettheilen der Amnioten gar nicht vergleichbar sind; die abge-

gliederten Seitenfortsätze der Plagiostomen haben aber den genetischen Zusammenhang mit Wirbelbögen und die Lage in den Muskeln mit den Amniotenrippen gemein und rechtfertigen somit ihre eigene Bezeichnung als Rippen, obwohl sie neben dieser allgemeinen Uebereinstimmung in einem Punkte von jenen Rippen der Amphibien und Amnioten abweichen. Die letzteren sind nämlich ausnahmslos Seitenfortsätze der oberen Wirbelbögen, und nicht der unteren (Plagiostomen), wachsen aber ebenso wie die Rippen der Plagiostomen vom Bogen aus zwischen die obere und untere Stammmuskelhälfte hinein. Dies wird dadurch verständlich, dass bei jenen höheren Vertebraten einmal die bezügliche Muskelgrenze höher liegt als bei den Fischen und anderseits die Basen der oberen Bögen meist tiefer, bis an die Unterseite der primären Wirbelkörper hinabreichen, wo die unteren Bögen im Rumpfe verkümmern oder ganz fehlen. Nun liesse sich allerdings einwenden, die Uebereinstimmung in den Lagebeziehungen der beiderlei Rippen zu der Muskulatur sei eine zufällige, für die Vergleichung bedeutungslose, weil eben ihr Ursprung (obere — untere Bögen) verschieden ist. Bezüglich dieser Verschiedenheit verweise ich aber auf das, was ich oben über die Homotypie der oberen und unteren Bögen sagte (S. 505). Besteht eine solche, so kann man die seitlichen Auswüchse derselben, sobald sie im übrigen durchaus gleiche Entstehung, Gestalt und Lagebeziehungen darbieten, kaum als heterologe Bildungen ansehen. Auch darin kann eine weitere Schwierigkeit des Vergleichs nicht gefunden werden, dass wir es nicht mit oberen und unteren Rippen an demselben, sondern an verschiedenen Thieren zu thun haben. Denn sowie die allgemeine Gleichwerthigkeit aller Rippenbildungen der Amphibien und Amnioten nicht bestritten wird, mögen sie bei den Einen nur auf die Brustgegend beschränkt, bei den Anderen auf die übrigen Regionen ausgedehnt sein, oder anderseits bald aus einfachen, bald aus Doppelanlagen hervorgehen (vgl. No. 13 S. 397), so darf mit demselben Recht beim Vergleich der Rippen der Plagiostomen und Amphibien oder Amnioten ihr je nach den Bögen verschiedener Ursprung als untergeordnetes Moment betrachtet werden. Mit anderen Worten: der Unterschied von oben und unten bei den Bögen als Ausgangspunkten der Rippen wiegt nicht schwerer als der von rechts und links, indem beides unter den Begriff der Homotypie fällt; eine solche Uebereinstimmung des Ursprungs

neben den gleichen Lagebeziehungen begründet daher die Bezeichnung der Rippen der Plagiostomen, Amphibien und Amnioten als gleichfalls homotyper oder allgemein homologer Theile. Ihre vollkommene Uebereinstimmung in den Lagebeziehungen zur Muskulatur muss eben um so mehr hervorgehoben werden, als sich gerade daraus, wie gleich gezeigt werden soll, jene untergeordnete Verschiedenheit des Ursprungs erklärt.

Wenn schon a priori die Annahme nahe liegt, dass das ganze lokomotorische Skelet aus Anpassungen an die zuerst vorhandenen aktiven Bewegungsorgane, die Muskeln, hervorgegangen sei, so habe ich doch gesucht, diesen Zusammenhang für die perichordalen Haupttheile des Wirbelsystems auch im besonderen darzulegen. Ich habe hervorgehoben, dass von diesen Theilen die Wirbelbögen phylogenetisch zuerst und zwar in Anpassung an die intersegmentalen Muskelsehnen, gewissermassen als Verstärkungen ihrer Ansätze auftreten. (Neunaugen, Störe). Die Wirbelsaite bleibt dabei zunächst ein ungegliederter, und dafür elastischer Stab, auf den sich die Wirbelbögen stützen; dieser Zustand erhält sich selbst einige Zeit in der Ontogenie der übrigen Vertebraten, nachdem die Wirbelsaite eine äussere zellige Umhüllung (äussere Chordascheide) erhalten hat. Auch ist nicht zu verstehen, welcherlei in dieser perichordalen Röhre selbst ruhende Ursachen sie zu einer Gliederung veranlassen könnten, die durchaus mit der Anordnung der Bögen und Muskeln übereinstimmte. Dagegen habe ich gezeigt, dass die Bogenbasen mit den ihnen zur Unterlage dienenden (vertebralen) Abschnitten jener Röhre sich fest verbinden und durch Beschränkung des Wachsthums derselben sehr bald deren Doppelkegelform hervorrufen (S. 487). Dies berechtigt uns zu der Annahme, dass auch die weiterhin sich entwickelnde gewebliche Verschiedenheit dieser vertebralen Abschnitte und der dazwischenliegenden Intervertebralringe eine Folge jener sichtbaren Einwirkung der Bögen, die Sonderung der Wirbelkörper mithin im allgemeinen ebenfalls auf die Muskulatur zurückzubeziehen sei, welche ja die Gestalt und Lage betreffenden „Formbedingungen“ für die Bildung der Bögen darbot. — Eine gleiche Bedeutung für die Seitenfortsätze der letzteren haben nun die übrigen Form- und Lageverhältnisse der Stammmuskulatur. Ich habe diese Fortsätze oder eben die Rippen in der Regel zwischen der oberen und unteren Hälfte der Stammmuskeln angetroffen; und wenn die

Lage anders erscheint, wie z. B. an den vorderen Rippen der Plagiostomen, welche oft zum grössten Theil die Leibeshöhle begrenzen (Fig. 23), so habe ich einen solchen Befund bereits aus sekundären Verschiebungen der Muskulatur erklärt. Die Spalte, welche die beiden Muskelhälften trennt und medianwärts in eine Furche zwischen den abgerundeten Muskelrändern ausläuft, schneidet sich natürlich mit den intersegmentalen Grenzspalten derselben Muskeln. Es werden daher alle in diesen Spalten befindlichen Muskelsehnen sich ebenfalls intersegmental kreuzen und in derselben Weise medianwärts hervortreten und gegen die medianen Organe auslaufen. Sowie nun die Knorpelbildung der Wirbelbögen den senkrechten intersegmentalen Sehnen aufwärts und abwärts folgt, setzt sie sich unter Umständen auch seitlich vom Wirbelbogen aus in die mehr oder weniger horizontale Sehne und innerhalb derselben zwischen die Muskeln fort; und weil dabei niemals ein anderer Weg eingeschlagen wird, so darf man wohl auch dort einen Kausalzusammenhang der Erscheinungen wie bezüglich der Wirbelbögen annehmen, nämlich in der Anordnung der Muskeln und ihrer Sehnen als dem Primären die Ursachen für die Wachsthumsrichtung der seitlichen Knorpelwucherung oder eben die Formbedingungen für die Entstehung der Rippen erkennen. Und eine solche Annahme wird durch den besprochenen wechselnden Ursprung der Rippen bei verschiedenen Vertebraten gerade aufs beste bestätigt, indem sie diesen Wechsel ausreichend erklärt. Denn liegt die äussere Veranlassung für die Rippenbildung in den horizontalen Muskelsehnen, so wird auch der Ursprung der Rippe dort liegen müssen, wo jene Sehne auf einen Wirbelbogen stösst; trifft sie daher die unteren Bögen wie bei den Plagiostomen, so entspringen die Rippen aus dieser, umgekehrt bei den Amphibien und Amnioten aus den oberen Bögen, deren Basen dort meist die ganze Seite des Wirbelkörpers einnehmen. So bleiben also die Formbedingungen für die Rippenbildung überall die gleichen, und der Wechsel in der Ursprungsstelle derselben erklärt sich aus der an sich ganz unbedeutenden Lageveränderung der Muskulatur, sowie er seinerseits, bei der Homotypie der oberen und unteren Bögen, kaum wesentlicher erscheint, als der Umstand, dass die Rippen innerhalb einer der genannten Gruppen an ganz verschiedenen Stellen der gleichen Bögen, bald höher, bald tiefer hervorwachsen.

Ich will hier aber noch einem missverständlichen Einwurf zuvorkommen. — Wenn nach meiner Auffassung die horizontalen Muskelsehnen in gewisser Weise die Veranlassung zur Rippenbildung bildeten, warum, so könnte gefragt werden, entstehen denn nicht überall Rippen, wo jene Anordnung der Muskeln besteht, sowohl in den verschiedenen Körperregionen desselben Thiers, wie in gleichen Regionen verschiedener Thiere? Warum besitzen z. B. die Störe durchweg nur wohlentwickelte untere Bögen (Spinal-, Pleuralbögen) ohne Rippen, die Plagiostomen dasselbe nur im Schwanze, im Rumpfe dagegen durchweg rudimentäre untere Bögen, dafür aber lang ausgewachsene Rippen? — Ich bemerke darauf, dass ich jetzt und früher nur von den äusseren Formbedingungen der Rippenbildung gesprochen habe, und dass solche Bedingungen des Geschehens noch nicht den gesammten Ursachenkomplex und folglich die Nothwendigkeit des ersteren involviren. Wenn es sicher erscheint, dass die bezeichnete Anordnung der Muskulatur den seitlichen Fortsätzen der Wirbelbögen die Richtung vorschreibt, so ist damit nicht gesagt, dass dieses Knorpelwachsthum nun auch immer dort eintreten müsse, wo ihm jener eventuell einzuschlagende Weg vorgeschrieben ist. Beachtet man diesen von mir sehr wohl im Auge behaltenen Unterschied zwischen materiellen Ursachen und formalen Bedingungen, so wird jener Einwurf gegen meine Auffassung gegenstandslos; ich habe es weder versucht, noch halte ich es zunächst für möglich, bestimmt anzugeben, warum in jedem einzelnen Fall eine jener Knorpelbildungen, sei es des ganzen Bogens oder seines Seitenfortsatzes, überhaupt beginnt. — Etwas anderes ist es zu untersuchen, ob nicht in der weiteren Ausbildung dieser beiderlei Skelettheile sich irgend ein allgemeines Wechselverhältniss derselben erkennen und daraus, wenn auch nicht eine direkte Antwort auf die oben gestellten Fragen, so doch ein Hinweis darauf sich finden lasse, in welcher Richtung die Lösung zu suchen sei.

Nach ihrer Funktion und physiologischen Bedeutung lassen sich die unteren Bögen (einfache, Spinal-, Pleuralbögen) und die Rippen, mögen sie oberen oder unteren Bögen angehören, als analoge Bildungen bezeichnen. In beiden Fällen tragen sie die Seitenmuskulatur, dienen ihr zur Befestigung. Es mag daher wohl in irgend einem Zusammenhange damit stehen, dass sich diese

beiderlei Skelettheile an denselben Wirbeln bis zu einem gewissen Grade ausschliessen, wobei übrigens bei verschiedenen Thieren in der gleichen Körperregion bald der eine, bald der andere Skelettheil allein vollkommen entwickelt ist. Neben den meist wohlentwickelten kaudalen unteren Bögen aller Vertebraten finden sich entweder gar keine oder doch nur ganz rudimentäre Rippen[1]). Im Rumpfe sind entweder Pleuralbögen die ausschliesslichen Träger der Muskulatur (Ganoiden, Teleostier) oder die sie vertretenden Rippen haben nur rudimentäre untere Bogenbildungen neben sich (Plagiostomen), wenn dieselben dort nicht ganz ausgeschlossen sind (Amphibien, Amnioten); gewisse Ausnahmen bei den erstgenannten Fischen, auf die ich im folgenden Abschnitt zurückkomme, zeigen neben den Rippen wenigstens keine wohlentwickelten Pleural-, sondern relativ kleine einfache Bögen. — Diese Thatsache des gegenseitigen Ausschlusses der beiderlei Skeletbildungen lässt sich allerdings nicht genügend erklären; denn die etwaige Bemerkung, dass die eine für die bezügliche Funktion ausreiche und somit die andere gewissermassen überflüssig mache, ist keine Erklärung. Dagegen kann man wie ich glaube, im Anschluss an die früheren Bemerkungen über die Anpassung jener Skelettheile an die Muskeln mit einiger Wahrscheinlichkeit die Momente herausfinden, welche den Wechsel in der vollen Ausbildung wenigstens des einen jener beiden Stücke, nämlich der unteren Bögen in den verschiedenen Abtheilungen bedingen. Daran schliesst sich dann die Ueberlegung, dass die unteren Bögen ontogenetisch überall älter sind als die Rippen und daher dort, wo alle Bedingungen für ihre vollkommene Bildung vorhanden sind, nach dem erörterten Erfahrungssatze die Entstehung vollkommener Rippen unterbleibt. Die jener Bogenbildung günstigen Formbedingungen fanden wir nun in einer solchen Anordnung der unteren Stammmuskelhälfte, welche derjenigen der oberen Hälfte entspricht; sowie die letztere in den Rückenhälften aller Vertebraten anfangs die gleiche ist und daher überall die Bildung oberer Bögen bedingt, so wird eine Wieder-

1) Ich habe nicht nur zuerst auf die rudimentären Schwanzrippen von Menopoma, sondern auch darauf aufmerksam gemacht, dass die keine Rippen tragenden Processi transversi je einem rippentragenden Querfortsatz nebst seiner Rippe homolog sind, indem an diesen Rippenfortsätzen lediglich die Abgliederung der Rippe unterblieb (N. 13 S. 430).

holung jener Anordnung in der unteren Stammmuskelhälfte zunächst des Schwanzes aller Vertebraten auch dort die Bogenbildung begünstigen und somit, nach dem eben Gesagten, die Rippenbildung zurückdrängen. Bei den Ganoiden und Teleostiern setzt sich die bezeichnete Anordnung der Schwanzmuskulatur auch auf den Rumpf fort, sodass wir in Folge dessen auch dort in den Pleuralbögen wohlentwickelte untere Bogenbildungen vor uns haben. Bei den Amphibien und Amnioten unterliegt aber die untere Stammmuskulatur des Rumpfes eingreifenden Umbildungen ihrer ursprünglichen Anordnung, indem sie theils sehr frühe aus- und aufwärts gedrängt theils in flache Schichten mit verändertem Faserverlauf verwandelt wird, wozu die Neubildung einer ihre Innenfläche überziehenden nicht segmentirten Muskelschicht (M. transversus abdominis) kommt, deren Ansätze nicht intersegmental sondern lediglich oben und unten liegen (N. 13 S. 464—477). Dass unter solchen Umständen die unteren Bögen dort ganz fehlen oder nur rudimentär angelegt sind, bestätigt lediglich die erörterte Abhängigkeit dieser Skeletbildungen von der zugehörigen Muskulatur. Anderseits begünstigt dieser Mangel, wie wir sehen, die Entwickelung von Rippen, deren Formbedingungen, die horizontal auf die Wirbelsäule stossenden Zwischenmuskelsehnen, durch die eben genannte Umbildung der unteren Muskelmasse entweder gar nicht oder erst viel später abgeändert werden. Dass diese Rippen aus den oberen Bögen entspringen, wurde schon erörtert. — Die meisten Ganoiden und Teleostier einerseits und die Amphibien und Amnioten anderseits stellen also für die gegenseitige Ausschliessung der unteren Bögen und der Rippen gewissermassen zwei Extreme dar. Wie erwähnt, finden sich aber schon bei jenen Fischen Ausnahmen, indem an den unteren Bögen unzweifelhafte Rippen vorkommen (vgl. den folgenden Abschnitt). Allerdings sind aber diese rippentragenden unteren Bögen schwächer entwickelt und nicht zu Pleuralbögen abgegliedert, sodass darin Uebergänge zu der bezüglichen Skeletbildung der Plagiostomen sich erkennen liessen. Wie weit die Muskulatur im ersten Falle jene Veränderung bedingt, weiss ich nicht; bei den Plagiostomen lässt es sich aber nachweisen, dass deren Muskulatur nur scheinbar mit denjenigen der übrigen Fische übereinstimmt, im Grunde aber eine wesentliche Umbildung erfährt. Die untere Muskelhälfte der Haie (Scyllium, Mustelus, Acanthias u. s. w. vgl. Fig. 35) trennt sich nämlich im

Rumpfe schon sehr frühe in zwei übereinanderliegende Massen mit einer von aussen schräg nach innen und unten führenden Grenze, von denen die überwiegende untere Masse (m'') einen schrägen Verlauf ihrer Muskelfasern annimmt und sich als ein besonderer Bauchmuskel von der kleineren oberen, von ihr mehr oder weniger verdeckten Muskelmasse (m') unschwer ablösen lässt (vgl. N. 13 S. 607). Wir haben hier also eine Differenzirung der unteren Stammmuskelmasse, wie sie mir sonst nur bei Amphibien und Amnioten bekannt ist, indem dort die ventrale Muskelmasse ebenfalls in zwei Theile gesondert ist, von denen der obere die untere Hälfte der eigentlichen Stammmuskeln, der untere den von mir sogenannten mittleren Bauchmuskel darstellt; während bei den Teleostiern eine solche Sonderung unterbleibt (vgl. a. a. O. S. 610). Es ist mir nun sehr wahrscheinlich, dass jene Sonderung, insofern sie die Muskelbildung der Plagiostomen von derjenigen der Ganoiden und Teleostier entfernt und denjenigen der Amphibien und Amnioten nähert, in derselben Richtung auch die darin enthaltenen Formbedingungen der Skeletbildung abändert, also die Bildung unterer Bögen weniger begünstigt, wodurch diejenige der Rippen korrelativ hervorgerufen wird.

Im Voranstehenden ist, wie gesagt, eine direkte Antwort auf die Frage: warum entstehen die Rippen nicht überall, wo die (äusseren) Formbedingungen ihrer Bildung vorhanden sind? — nicht enthalten, sondern nur gezeigt worden, wie die gewünschte Einsicht allerdings angebahnt werden könne, sobald man die Rippenbildung nicht für sich allein, sondern im Zusammenhang mit derjenigen der unteren Bögen betrachtet; und wie ferner in den dabei nachweisbaren Korrelationsverhältnissen die Bildung des lokomotorischen Skelets in letzter Instanz immer wieder von derjenigen der Muskulatur abhängig ist.

Das, was ich bisher von den unteren Bögen und den Rippen der Plagiostomen gesagt habe, findet dadurch keine Einschränkung, dass es sich zunächst nur auf die bezüglichen Befunde an Scyllien stützte; denn die noch zu erwähnenden Befunde an den übrigen von mir untersuchten Plagiostomen liefern lediglich eine Bestätigung der obigen Darstellung. Anderseits ist dieselbe aber, wie man sich leicht davon überzeugen kann, nur eine weitere Ausführung der bereits früher von mir mitgetheilten Bemerkungen über denselben Gegenstand (N. 13 S. 428 ff.), welche Gegen-

baur zu einer überaus abfälligen Kritik Veranlassung boten (N. 12 S. 311—314). Gegenbaur hatte vorher, indem er bei seinen Untersuchungen über das Wirbelsystem der Ganoiden und Selachier die wechselnden Beziehungen der verschiedenen Wirbelfortsätze und -anhänge zu den Muskeln unbeachtet liess, den Nachweis zu führen gesucht, dass die kaudalen unteren Bögen in beiden Abtheilungen sich in die Wirbelanhänge des Rumpfes fortsetzten (N. 6 S. 409—413. 417). Ich zeigte darauf, dass dies bei den Selachiern nicht der Fall sei, sondern deren Rippen und untere Bögen auseinander zu halten seien, was seither auch Balfour (a. a. O.) bestätigt hat. Dagegen erhob nun Gegenbaur in seiner Kritik lebhaften Widerspruch, dessen Argumente ich nicht unerörtert lassen kann.

1. Zunächst meint Gegenbaur, dass es doch schwierig sei, die Irrigkeit seiner Ansicht von der Identität der unteren Bögen und Rippen der Plagiostomen aus meinen Befunden zu beweisen; denn diese Rippen gingen doch auch nach meiner Darstellung von unteren Bögen aus, blieben also stets in Beziehung zu denselben. — Letzteres ist unzweifelhaft richtig, nur handelt es sich in der Streitfrage nicht um irgend welche „Beziehungen" der beiderlei Skelettheile zu einander, sondern darum, ob sie gleichwerthige Stücke, die Rippen insbesondere lediglich abgegliederte Bögen sind, wie die fälschlich ebenfalls „Rippen" genannten Pleuralbögen der Ganoiden und Teleostier. Setzen wir daher an Stelle der nicht präcisirten „Beziehungen" gleich den konkreten Inhalt derselben, nämlich die Entstehung der Rippen als Seitenfortsätze der Bögen, sowie ich es geschildert habe, so liegt es auf der Hand, dass diese von Gegenbaur in seiner Kritik nicht weiter beanstandete „Beziehung" beider Theile zu einander, weit entfernt, ihre Homologie irgendwie zu unterstützen, vielmehr die Unmöglichkeit derselben darthut. Denn ein Skelettheil (Rippe), welcher sekundär als Seitenfortsatz eines anderen selbstständig angelegten (Wirbelbogen) entsteht, und in Folge dessen auch ganz andere Lagebeziehungen gewinnt, hat eben auch einen anderen Formwerth, der ja gerade nach Ursprung und Lagebeziehungen bemessen wird. Gegenbaur hat nun weder jenes von mir festgestellte thatsächliche Verhältniss der Rippen zu den unteren Bögen der Plagiostomen irgendwie bezweifelt, noch dem sich daraus ergebenden Schluss von ihrer Ungleichwerthigkeit direkt widersprochen. Sein oben erwähnter Ein-

wand hat also für die Vergleichung jener Skelettheile zunächst bei den Plagiostomen allein, wovon ich ja ausgegangen bin, gar keine Bedeutung und wird überhaupt nur dadurch verständlich, dass Gegenbaur ihn gewissermassen als Einleitung benutzt für seine Angriffe gegen meine Vergleichung der Rippen der Plagiostomen mit denen anderer Vertebraten.

2. Bezüglich dieser Vergleiche werden mir von Gegenbaur folgende Behauptungen in den Mund gelegt. a. Bei den Amphibien besteht der primitive Zustand der Rippe, nach welchem diese „eigentlich und ausschliesslich Produkt der oberen Bögen" ist. b. Folglich können auch die „von unteren Bögen entstehenden Gebilde" der Ganoiden und Teleostier keine Rippen sein. c. Die gleichfalls „von unteren Bögen ausgehenden" Selachierrippen bilden daher, da Rippen mit unteren Bögen eigentlich „nichts zu thun haben", einen „Ausnahmezustand", der durch die veränderte „Ursache" der Rippenbildung, nämlich die Lageveränderung der Muskelscheidewand, erklärt werde. — Ich stimme gern mit Gegenbaur überein, dass diese Sätze, deren Fassung sich, so weit es ging, wörtlich genau an seinen Text anschliesst, grundfalsch sind; nicht weniger grundfalsch ist es aber auch, dass ich nur etwas ähnliches ausgesprochen und behauptet habe. Von einem bei Amphibien nachweisbaren primitiven Zustand der Vertebratenrippe als ausschliesslichem Produkt der oberen Bögen und daher von ihrem etwaigen Ausnahmezustande bei Plagiostomen findet sich in meinem Buche keine Andeutung, da man doch eine solche darin nicht wird finden wollen, dass ich in der vergleichenden Entwickelungsgeschichte eines Amphibiums zuerst von den Rippen der Amphibien und dann von anderen spreche. Dagegen habe ich bei der Untersuchung der allgemein als „Rippen" bezeichneten Theile bei den verschiedenen Vertebraten gefunden, dass diese Skelettheile sich bei den Amphibien und Amnioten durchaus gleich, bei den Plagiostomen wenigstens so verhalten, dass sie den ersteren homotyp genannt werden können, während die sogenannten „Rippen" (Pleuralbögen) der Ganoiden und Teleostier eine ganz abweichende Bildung zeigen. Ist es unter solchen Umständen nicht ganz selbstverständlich, dass der Name „Rippen" für die ersteren Vertebraten, bei denen er zuerst in Anwendung war, beibehalten, mithin für die Ganoiden und Teleostier verworfen wird? Hat nicht Gegenbaur selbst ohne jede Beanstandung den Begriff der Clavicula

z. B. gerade bei den höheren Vertebraten zuerst festgestellt und darauf untersucht, wie weit der ebenso genannte Knochen der niederen Vertebraten diesen Namen verdiente (N. 8)? Wenn ich daher bezüglich der Rippen ebenso verfuhr, so lag darin noch keine Veranlassung zu der Unterstellung, als hätte ich die Verhältnisse der Amphibienrippen für die primitiven, normalen, diejenigen der Selachier für die „abgeleiteten“ angesehen, deren „Ausnahmezustand“ einer besonderen Erklärung bedürfte. Statt den Unterschied des oberen und unteren Rippenursprungs zu betonen, wie es Gegenbaur mir unterstellt, habe ich denselben im Gegentheil nur als einen untergeordneten behandelt, und als Hauptmerkmal der Rippen, neben ihrer Entstehung als Seitenfortsätze der Wirbelbögen überhaupt, ihre Lage in der Muskulatur hervorgehoben. — Angenommen aber, ich hätte jenes widersinnige Vergleichsverfahren, welches mir ganz ungerechtfertigter Weise zugeschrieben wird, wirklich eingeschlagen, so wird dadurch doch die von mir behauptete, von Gegenbaur mit keinem Wort direkt bestrittene Ungleichwerthigkeit der Rippen und unteren Bögen der Plagiostomen nicht im geringsten berührt, woraus aber nothwendig folgt, dass diese Rippen auch von den Pleuralbögen der Ganoiden und Teleostier verschieden sind, welche ja wie allerseits zugestanden, nichts weiter als etwas abgeänderte untere Bögen sind. — Also auch die eben besprochenen Angriffe Gegenbaur's betreffen, abgesehen davon, dass sie in meiner Darstellung gar keinen begründeten Anhalt finden, nicht den Kern der Sache, nämlich die Frage, wie sich die verschiedenen Wirbelfortsätze und -anhänge des einzelnen Thiers zu einander verhalten; dann natürlich kann erst von solchen Feststellungen aus zum Vergleich der entsprechenden Theile verschiedener Thiere fortgeschritten werden.

3. Mit besonderer Schärfe bespricht Gegenbaur meine Bemerkungen darüber, dass der Unterschied im Ursprunge der Rippen bei Plagiostomen einerseits und bei Amphibien und Amnioten anderseits ein durch die Muskelbildung in dem einen und dem andern Falle bedingter und zudem untergeordneter ist, weil, wie ich vorher ausführlich dargelegt hatte (N. 13 S. 429), obere und untere Bögen homotyp sind; dass folglich die beiderlei Rippen „nach Ursprung und Lagebeziehungen einander entsprechen“ und „allenfalls nicht einfach homolog, sondern homotyp zu bezeichnen“ wären (N. 13 S. 434). Gegenbaur sagt dazu: „Geradezu wider-

sinnig ist aber, was Goette als Ursache für das für ihn abweichende Verhalten der Selachierrippen anführt (nämlich die tiefere Lage der horizontalen Muskelgrenze), denn das würde voraussetzen, dass die Rippen centripetal einwachsen, von der Peripherie gegen die Wirbelbögen hin, dann könnte allerdings begriffen werden, wie eine andere resp. tiefere Lage der Chorda die Rippen in Beziehung zu unteren Bögen bringen konnte, mit denen sie nach unserem Autor nichts zu thun haben sollen" (N. 12 S. 312)[1]). Da ich die Beziehungen der Muskel- und Skeletbildung, von denen ich auch in dieser Abhandlung gesprochen, in meiner Entwickelungsgeschichte der Unke nicht gelegentlich und flüchtig, sondern ausführlich und wiederholt auseinandergesetzt hatte (N. 13 Cap. VII), ehe ich es aussprach, dass die besondere Anordnung der Muskeln der Plagiostomen deren Rippenbildung bedingt (s. S. 511), so muss ich aus den obigen Sätzen Gegenbaur's schliessen, dass er jene Stellen übersehen und daher den daraus für die Plagiostomen abgeleiteten Schluss so gründlich missverstanden hat. — Unverständlich bleiben mir dagegen die Sätze, welche Gegenbaur unmittelbar auf den eben citirten folgen lässt. „Das Unzureichende seiner Argumentation fühlend, macht Goette dem Hin- und Herschwanken damit ein Ende, dass er jene Gebilde „allenfalls den Rippenfortsätzen anderer Thiere nicht einfach homolog, sondern homotyp" hält. Ob er da wohl noch daran dachte, dass er dieselben Gebilde, aus denen er jetzt eine neue Rippenspecies macht, einige Zeilen weiter oben als „nach Ursprung und Lagebeziehungen den Rippenfortsätzen der Amphibien und Amnioten entsprechend" bezeichnet hatte?[2]) Was soll man von dem

---

1) Dass dieser letztere Satz mir völlig fremd ist, wurde schon oben bemerkt. — Erwähnenswerth ist noch der folgende Fehler in dem obigen Citat. Wenn die Chorda tiefer rückt, nähert sich die Muskelgrenze und nach den vorausgesetzten Umständen auch die darin enthaltene Rippe nicht dem unteren, sondern dem oberen Bogen. Es muss daher heissen: höhere Lage der Chorda — oder: tiefere Lage der Muskelgrenze. Ich nehme an, dass es ein Lapsus calami war; der daraus entsprungene greifbare „Widersinn" ist aber um so störender, als dabei gerade ein solcher in meine Darstellung hineininterpretirt werden sollte.

2) Zum Verständniss des von mir gebrauchten Ausdrucks „Rippenfortsätze" sei bemerkt, dass ich von den noch nicht abgegliederten Rippenanlagen gesprochen habe, denen ich jenen Namen beigelegt hatte.

Werthe solcher Erörterungen halten?" — Der Eingang dieser Periode kann nur der Ausfluss einer poetischen Licenz sein, die mein geehrter Kritiker sich glaubte erlauben zu dürfen, indem er sich dabei im besten Fall auf das eine Wort „allenfalls" stützen konnte, welches natürlich bloss die Präcisirung des allgemeineren Ausdruckes „homolog" in „homotyp" einleitet. Im übrigen darf man aber doch erstaunt sein zu erfahren, dass „nach Lage und Ursprung entsprechend" und „homotyp" Gegensätze, Widersprüche sind, da doch die Homotypie nach Gegenbaur, an dessen bezügliche Definitionen ich mich gehalten habe, eine besondere Art der allgemeinen Homologie ist (N. 10 S. 80), und dass jene meine Worte bereits die Werthlosigkeit meiner betreffenden Erörterungen bekunden! Ohne mich bei diesen persönlichen Vorwürfen aufzuhalten, sei hier nur konstatirt, dass auch die in diesem dritten Abschnitt behandelten Einwendungen Gegenbaur's nicht direkt meine Beobachtungen und die thatsächlichen Schlussfolgerungen aus denselben betreffen, sondern sich mit bestenfalls missverständlichen Interpretationen dieses oder jenes meiner Ausdrücke beschäftigen, ohne dass dadurch zur Klärung der Sache selbst irgend etwas beigetragen würde. Denn wollte man auch den Widersinn meiner Erklärung vom Zusammenhange der Muskel- und Rippenbildung oder die Werthlosigkeit meiner Unterscheidung zwischen Homologie schlechtweg und Homotypie anerkennen, so würde doch dadurch die Plagiostomenrippe zu keinem Pleuralbogen oder umgekehrt. Andere Argumente hat aber Gegenbaur in dieser Beziehung gegen mich nicht ins Feld geführt.

Im Voranstehenden sollte die Kritik Gegenbaur's einer sachlichen Analyse nur insoweit unterzogen werden, als es mir zu meiner eigenen Rechtfertigung vor meinen Fachgenossen nothwendig schien. Ich glaube daher zum Schluss noch einmal darauf hinweisen zu müssen, dass ich gerade für den vorliegenden Gegenstand nichts an dem zu ändern habe, was ich bereits vor Jahren darüber aussprach.

Ich habe hier noch über die unteren Bögen und Rippen der übrigen Plagiostomen zu berichten, welche in der Bildung jener Theile den Scyllien sich entweder unmittelbar oder doch ohne Schwierigkeit anschliessen lassen.

Die beiden Arten von Mustelus lieferten eine getreue Wiederholung der Bogen- und Rippenbildung der Scyllien, so zwar dass

die älteren Embryonen von M. vulgaris mit den reifen Embryonen der letzteren in allen Stücken übereinstimmten, die jüngeren M. laevis aber insofern eine frühere Entwickelungsstufe darboten, als ihre Rippen, wie bereits erwähnt, noch nicht abgegliedert waren und im Vorderrumpfe noch die ursprünglichen Lagebeziehungen zu den Muskeln hatten (Fig. 35, 38). Unwesentlich sind auch die Abweichungen der Dornhaie: ihre Rippen beginnen erst in einiger Entfernung vor dem After, und ihre unteren Bögen besitzen nicht nur im Schwanze die schon erwähnten kurzen Hämalfortsätze (Fig. 30), sondern dieselben erscheinen auch an den Bogenstümpfen des Rumpfes; weiter vorn rücken sie aber an den medialen Rand der Bogenbasen und dicht zusammen, sodass sie nicht mehr zur Einfassung der Aorta dienen. Eine Eigenthümlichkeit der Carcharias besteht darin, dass an den freien Bögen der vorderen Schwanzgegend und der rippenlosen hinteren Rumpfgegend, welche noch ausgedehnter ist als bei Acanthias, die äussersten Enden sich hier und dort abgliedern (Fig. 41). Da sie an der Innenseite der Muskeln zum Theil bis unter die horizontale Muskelgrenze hinabreichen, während die unzweifelhaften Rippen von Carcharias noch in der Rumpfmitte vollständig zwischen die Muskeln eingeschlossen sind, geben sie sich als ausnahmsweise vorkommende rudimentäre Pleuralbögen zu erkennen, deren Bildung ich damit in Zusammenhang bringe, dass in derselben Gegend die unteren Bögen länger sind als bei anderen Haien und daher beim Mangel von Rippen zur Abgliederung hinneigen. Sollten auch solche Befunde, einseitig verwerthet, irre führen können, so wird ihre richtige Deutung bei der Berücksichtigung der klareren Verhältnisse der erstgenannten Haie (Scyllium, Mustelus, Acanthias) keine Schwierigkeiten bieten.

Auch das untere Bogensystem der Rajidae lässt sich besser verstehen, wenn man von den Haien als den ursprünglichen, älteren Formen ausgeht, und bei diesen, namentlich der Uebergangsform Squatina, diejenigen Verhältnisse ins Auge fasst, deren einseitige Ausbildung die Eigenthümlichkeiten der Rochen herbeiführt. — Indem bei Squatina die besondere Bildung der Brustflossen der Rajidae bereits angebahnt erscheint, machen sich auch schon die Folgen oder Begleiterscheinungen einer solchen Bildung in der ansehnlichen Abplattung des Körpers in senkrechter Richtung bemerkbar. Von den damit verbundenen Lageveränderungen der

Organe sei hier nur diejenige hervorgehoben, welche in beschränkterer Weise auch in der Entwickelung der Haie Platz greift, indem die Leibeshöhle durch das Wachsthum der sie ausfüllenden Organe lateralwärts ausgedehnt wird: die Verschiebung der unteren Stammmuskelhälften nach aussen. Wir sehen, dass bei den Haien dadurch in der vorderen Rumpfhälfte die medialen Abschnitte der Rippen, welche dort ursprünglich ebenso wie in der hinteren Rumpfhälfte ganz zwischen den Muskeln ruhen, gegen die Leibeshöhle, bez. deren Organe (Nieren) und das Bauchfell blossgelegt werden (vgl. Fig. 23, 35). Bei Sqatina geschieht Beides in viel stärkerem Masse, sodass ihre Rippen, welche bei relativer Verkürzung nicht mehr die ganze Dicke der Stammmuskulatur durchsetzen, beinahe ganz frei liegen und nur mit ihren äussersten Enden aufwärts gekrümmt zwischen die Muskelhälften hineinragen (Fig. 43). Diese Lage wird dadurch noch verständlicher, dass es sich dabei um die vordere Rumpfhälfte handelt; in der hinteren existiren nur kurze, dicke Bogenstümpfe ohne jede Anlage eines Rippenfortsatzes. So erweisen sich also jene abgegliederten Wirbelanhänge der Squatina durch Vergleichung mit den übrigen Haien und unter Berücksichtigung der besonderen Verhältnisse ihrer Entstehung als echte Homologa der Rippen ihrer Ordnungsverwandten. — Ueber die kaudalen unteren Bögen von Squatina habe ich nichts zu bemerken; erwähnenswerth ist aber das Lageverhältniss der unteren und oberen Bögen des Rumpfes (Fig. 43). Mit der von der Abplattung herzuleitenden allgemeinen Lageveränderung hängt es wohl zusammen, dass die unteren Bogenbasen im Rumpfe der Squatina nicht mehr mit ihrer Hauptmasse halb an der Unterseite der Wirbelkörper ruhen wie bei den übrigen Haien, sondern an den Seiten dieser primären Wirbelkörper hinaufrücken [1]). In Folge dessen verschmelzen sie mit den oberen Bogenbasen ihrer Seite frühzeitig zu je einer gleichmässig dicken Knorpelplatte, welche zur Seite des primären Wirbelkörpers beinahe

1) Ein geringerer Grad dieser Lageveränderung zeigt sich übrigens bei jedem Hai, ja bei jedem Fisch mit durchgehender unterer Bogenbildung, wenn man von der schmäleren Schwanzgegend successiv zu den breiteren Rumpfregionen fortschreitet; ein weiterer Beweis, dass die Veränderung der allgemeinen Gestalt diejenige der Lage der Wirbelbögen in dem angegebenen Sinn beeinflusst.

wie eine gemeinsame Basis des oberen und unteren Bogens erscheint. Im Zusammenhange damit bleiben die Ober- und Unterseite der primären Wirbelkörper unbedeckt und fehlt zugleich die mehr oder weniger rhombische Abplattung derselben, welche bei den anderen Haien durch die diagonal einander gegenüberliegenden Bogenbasen herbeigeführt wird.

Hat man einmal erkannt, in welcher Richtung Squatina in der Bildung der unteren Bögen und der Rippen sich von den übrigen Haien entfernt, so lässt sich diese Bildung bei Raja und Torpedo als in der gleichen Richtung noch weiter vorgeschritten bezeichnen. Auch bei diesen Rajiden unterscheiden sich die Verhältnisse der kaudalen unteren Bögen nicht von denen anderer Plagiostomen (Fig. 47). In der Aftergegend klaffen die verkürzten Bögen weit auseinander, und an den hintersten Rumpfwirbeln rücken sie bereits erheblich hinauf, um mit den oberen Bögen zusammenzustossen (Fig. 48, 49, 59). Dabei verschmelzen zunächst nur die Basen der beiderlei Bögen wie bei Squatina; weiter vorn schreitet aber die Verschmelzung lateralwärts fort, sodass das gemeinsame Wurzelstück beider Bögen nicht eine dem primären Wirbelkörper breit anliegende senkrechte Platte, sondern eine von demselben annähernd horizontal abgehende Leiste darstellt, deren gerade Verlängerung nach dem Abgange des oberen Bogens das kurze untere Bogenrudiment ist (Fig. 50—52). Die Ursachen dieser Bildung springen sofort in die Augen, wenn man die Wirbel der Rajiden und von Squatina nebeneinander stellt. Die primären Wirbelkörper dieses Haies sind so viel breiter als der Rückenmarkskanal, dass die oberen Bögen, um in ihre natürliche Lage zwischen die Muskeln und das Rückenmark zu gelangen, gerade aufsteigen müssen, während der untere Bogenstumpf gerade auswärts, horizontal gerichtet ist (Fig. 43); bei einer solchen Divergenz der beiderlei Bögen können selbstredend nur ihre Basen verschmelzen. Bei Raja und Torpedo dagegen sind die primären Wirbelkörper viel schmäler als der Rückenmarkskanal, sodass die oberen Bögen, um den letzteren zu umgreifen, von ihrer Basis aus sich erst auswärts biegen müssen, ehe sie aufsteigen können (Fig. 50—52). Anderseits erheben sich die unteren Bogenstümpfe ein wenig über die Horizontale, weil in Folge der allgemeinen Abplattung des Körpers die unteren Stammmuskeln nicht nur lateral sondern auch aufwärts verschoben sind. Beide Bögen berühren

sich daher schon in der ersten Anlage, nicht erst in Folge einer sekundären Verbreiterung (Fig. 57). Die letztere bringt aber nicht nur die Basen, sondern auch die sich daran schliessenden in beinahe paralleler Richtung auswachsenden Bogenabschnitte zur Verschmelzung, woraus denn jene quere Leiste hervorgeht, an deren Ende erst oberer und unterer Bogen sich trennen.

Besonders auffallend ist diese Bildung bei Raja. Die gemeinsame Bogenwurzel ist bis gegen die vordere Rumpfhälfte dicker als jeder einzelne Bogen und umgreift die Seiten des primären Wirbelkörpers ziemlich vollständig (Fig. 49); ganz vorn wird sie aber so dünn, dass der letztere oben und unten ansehnlich über ihr Niveau vorspringt, und es nicht unwahrscheinlich ist, dass dort die beiden Bogenbasen schon in der Anlage zusammenfallen (Fig. 50—52). Später gleicht sich jene Differenz wieder aus und der primäre Wirbelkörper bildet mit den beiden gemeinsamen Bogenwurzeln zusammen die horizontale Platte, welche mit sekundären Wirbelkörpern zu vergleichen ist. — Im grössten Theile des Rumpfes, nämlich vom Schwanze an bis an den Schultergürtel entsenden die unteren Bögen von Raja keine Rippen, erfahren aber eine eigenthümliche Umbildung. Sie wachsen nämlich in horizontaler Richtung in einen vorderen und einen hinteren Flügel aus, welche über die Grenzen der benachbarten Folgestücke hinausreichen, so zwar, dass jeder vordere Flügel von dem Hinterflügel des vorangehenden Wirbels bedeckt wird (Fig. 50, 56). Es leuchtet ein, dass dadurch die Skeletaxe an Festigkeit ungemein gewinnt, freilich auf Kosten ihrer Beweglichkeit; jene ist aber den Rochen nöthig, diese entbehrlich, weil die Schwimmbewegung wesentlich von den Brustflossen ausgeführt wird. In der Gegend des Schultergürtels schwellen die Enden der unteren Bogenstümpfe bedeutend an (Fig. 51) und dicht davor setzen sie sich in lange Knorpelstäbe fort, welche zwischen der oberen Stammmuskelhälfte einerseits und den ganz seitlich verdrängten Resten der unteren Stammmuskelhälfte sowie dem Kiemenapparat anderseits schräg aufwärts bis unter die Haut ansteigen (Fig. 52). Nach Gestalt und Lagebeziehungen können diese, alsbald unter sich verschmelzenden Knorpelstäbe nur den Rippen der Haie verglichen werden. Dass ihre Abgliederung unterbleibt, kann nicht gegen diese Deutung sprechen, da ja die Hairippen anfangs ebenfalls kontinuirlich mit den unteren Bögen zusammenhängen und im Vorderrumpfe

ebenso in gerader Fortsetzung der letzteren auswachsen. Was ich daher gegen die Identifizirung von Bögen und Rippen bei den Haien sagte, gilt auch für die Rochen, deren nicht abgegliederte Rippenanlagen mit einem von mir schon längst für solche Bildungen vorgeschlagenen Namen „Rippenfortsätze" bezeichnet werden können.

Es lässt sich nun eine gewisse äussere Aehnlichkeit zwischen den Rumpfwirbeln von Raja und denen höherer Vertebraten nicht verkennen. Scheinbar in beiden Fällen sind nur obere Bögen vorhanden, deren Basen den primären Wirbelkörper seitlich umgreifen und seitliche Fortsätze entsenden, mit oder ohne nachträgliche Abgliederung derselben. Und wenn es sich nachweisen lässt, dass jene Basen bei Raja unzweifelhaft durch Verschmelzung oberer und unterer Bogenbasen entstanden, so könnte man meinen, dass dadurch gerade die Andeutung an Wahrscheinlichkeit gewinne, welche Gegenbaur machte, um zu erklären, wie die Rippen der Plagiostomen, welche mit oberen Bögen in keinem genetischen Zusammenhange stehen, ohne ihre relative Identität einzubüssen, sich in die aus den oberen Bögen entspringenden Amphibien- und Amniotenrippen verwandelt haben könnten. Er hält es nämlich nicht für unmöglich, neuerdings sogar für wahrscheinlich, dass die unteren Bögen der Fische im Laufe der Phylogenie so weit hinaufrückten, dass sie mit den oberen Bögen verschmolzen und dadurch die Fischrippen auf die letzteren übertrugen (No. 12 S. 313, No. 11 S. 456). Die Wirbelsäule der Rochen würde nun eine solche Vorstellung prächtig illustriren, wenn sie überhaupt möglich wäre. Sie setzt nämlich nothwendig voraus, dass bei jenen höheren Vertebraten Rippen und untere Bögen nicht getrennt nebeneinander an denselben Wirbeln, sondern stets auf verschiedene Wirbel vertheilt vorkämen, sodass, wo eine Rippe bestände, der untere Bogen, wenn nicht zum Theil in dieser enthalten (Gegenbaur), jedenfalls in die Basis des oberen Bogens aufgegangen wäre. Ich habe aber das Irrige dieser Annahme bereits früher nachgewiesen (No. 13 a. a. O.) und werde diese Nachweise später noch weiter verallgemeinern. Die lediglich aus oberen Bögen entspringenden Rippen und Rippenfortsätze der Amphibien und Amnioten entbehren jeder derartigen Beziehung zu unteren Bögen und kommen daher nicht selten (Schwanzgegend der Amphibien, Reptilien, Säuger) neben den letzteren und völlig von ihnen getrennt vor.

Die bezeichneten Rippenfortsätze der Rochen entspringen dagegen, wie die Reihe der Folgestücke bis in den Schwanz hinein lehrt, nur scheinbar aus oberen, eigentlich aber aus unteren Bogenstücken, welche nur mit den ersteren, in Folge der bei den Rochen Platz greifenden Umbildung der gesammten Lagebeziehungen des Wirbelsystems, bis zur völligen Verwischung jeder Grenze verschmelzen. Nur die von mir nachgewiesene Homotypie der oberen und unteren Wirbelbögen gestattet, die aus ihnen entspringenden Rippen der Plagiostomen einerseits und der Amphibien und Amnioten anderseits als gleichwerthige (homotype) Theile zu betrachten; will man jene Homotypie nicht zugeben, so fehlt auch jede Möglichkeit dieses Vergleichs, sowohl ontogenetisch und anatomisch, wegen des angeblich nicht vergleichbaren Ursprungs und Zusammenhangs beider Theile, als auch phylogenetisch, wegen der Unmöglichkeit, den einen Ursprung irgendwie vom anderen abzuleiten.

Wenn auch im allgemeinen sich an Raja anschliessend, zeigt doch Torpedo manche Eigenthümlichkeiten in der Bildung der unteren Bögen und Rippen. Wie bereits erwähnt, besitzt auch Torpedo im Rumpfe alle Formbedingungen für eine ganz seitliche Lage der unteren Bögen und ihre Verschmelzung mit den oberen, wovon die Spuren aber viel länger kenntlich bleiben als bei Raja. Bei jener Verschmelzung bleibt nämlich zwischen beiden Bogenbasen ein kleiner von Bindegewebe ausgefüllter Zwischenraum erhalten (Fig. 57); derselbe ist noch an den jungen Zitterrochen sichtbar, nachdem jede andere Grenze zwischen den Bogenbasen und meist auch zwischen diesen und dem primären Wirbelkörper verwischt ist (Fig. 60). — Die meist rippentragenden unteren Bogenstümpfe besitzen anfangs, ähnlich wie bei Raja, eine breitere Basis, einen schmalen stielförmigen Mitteltheil und verbreiterte Endplatten (Fig. 58), welche frühzeitig mit ihren Rändern zusammenstossen, sodass je zwei aufeinanderfolgende Bögen eine runde Lücke umschliessen. Beim weiteren Wachsthum stossen auch die Basen zusammen und breitet sich die Berührung und das Gefüge der aufeinanderfolgenden unteren Bogenstücke so sehr aus, dass jene Lücken auf kleine Gefässkanäle reducirt werden (Fig. 64 x). Zugleich zerfallen die ganzen Bogenstümpfe in zwei oder mehre Stücke, welche in den vorderen Regionen in regelmässigen Reihen liegen, gegen den Schwanz hin aber so unregelmässig werden, dass

man einige derselben für Interkalarknorpel halten könnte, um so mehr als dort zugleich einzelne Rippen ausfallen und dadurch jene Unregelmässigkeit vermehren (Fig. 64). Gegenbaur erwähnt ähnliche Befunde von Squatina, erklärt aber die gewissermassen überzähligen Knorpelstücke für rudimentäre Rippen (No. 6 S. 410).

Torpedo besitzt Rippen im ganzen Rumpfe mit Ausnahme eines nicht grossen mittleren Abschnittes; bei den Embryonen waren sie noch weiche, aber ununterbrochene Fortsetzungen der knorpeligen Bögen. An der Schwanzwurzel eines jungen Zitterroches sah ich sogar den unteren Bogen, welchen die letzte Rippe trug, abwärts kontinuirlich in einen Spinalbogen übergehen, sodass ein solcher Fall ganz unmittelbar die angebliche Identität von Rippen und unteren Bögen widerlegt (Fig. 64). Je weiter nach vorn, desto mehr treten aus dem Gefüge der unteren Bogenstücke besondere, nach aussen verschmälerte und durch tiefe Ausschnitte getrennte Knorpelfortsätze hervor, an deren Enden die cylindrischen Rippen ansitzen. Da wir überall dort, wo die Seitenfortsätze der unteren Bögen in ganz gerader Fortsetzung der letzteren hervorwachsen, eine scharfe Grenze zwischen beiden Theilen nicht ziehen können, so lässt sich auch nicht sagen, ob jene Rippenträger von Torpedo noch zum eigentlichen Bogen oder zum ursprünglichen Seitenfortsatze gehören, also im letzteren Falle den rippentragenden Querfortsätzen der Amphibien und Amnioten zu vergleichen wären. Ich kann aber auch nicht finden, dass eine bezügliche Entscheidung von irgend einer Wichtigkeit wäre. — Alle Rippen von Torpedo verlaufen, wie dies schon für die Rippenfortsätze von Raja erläutert wurde, eine kürzere oder längere Strecke längs der Leibeshöhle, um namentlich vorn erst mit ihrem Ende zwischen die Muskeln einzudringen. Dabei zeigen sie aber die bemerkenswerthe Abweichung, dass diese Enden nicht in der Hauptgrenze zwischen der dorsalen und ventralen Stammmuskelhälfte, sondern obgleich horizontal und vorn sogar aufwärts verlaufend, in der nächsttieferen Muskelgrenze, also innerhalb der unteren Stammmuskelhälfte liegen (Fig. 59). Da Torpedo wie die Rajiden überhaupt unzweifelhaft durch ganz einseitige Umbildungen aus den Haien hervorging, deren Rippen in der Hauptmuskelgrenze liegen, so ist jenes Verhältniss der Zitterrochen nur so zu verstehen, dass ihre Rippen gegenüber denen der Haie relativ etwas hinabgesunken sind, was mit der ausserordentlichen Hebung

der gesammten Stammmuskelmasse bei den Rajiden im Zusammenhang stehen dürfte[1]).

Bekanntlich verschmelzen bei den Rajiden die Wirbel und ihre Fortsätze in der vorderen Rumpfhälfte mehr oder weniger zu einer kontinuirlichen Knorpelmasse, indem die frühere Gliederung und gewebliche Differenzirung schwindet. Die Wirbelkörper und oberen Bögen nebst den damit verschmolzenen unteren Bogentheilen verwandeln sich dabei in eine cylindrische Röhre mit gleichmässiger Wand, und die seitlich daraus hervortretenden unteren Bogentheile und Rippenfortsätze bilden jederseits eine aufwärts gekrümmte kontinuirliche Platte. Unzweifelhaft ist darin ein Rückbildungsprocess zu erkennen, welcher so wie die abweichenden Verhältnisse der Wibelsäule dieser Thiere überhaupt mit der allgemeinen Veränderung ihrer Gestalt und ihres gesammten Lokomotionsapparats in Zusammenhang steht. In Uebereinstimmung damit finden sich daher die Anfänge solcher Rückbildung bereits bei den Haien, welche den Uebergang zu den Rochen bilden, nämlich bei Squatina (vgl. Meckel No. 24 S. 196).

Diese Erscheinung ergibt sich aber bei näherer Prüfung nur als der Schluss von einer ganzen Reihe von Rückbildungen, die sich in wechselndem Masse an allen Stücken der Wirbelsäule der Plagiostomen offenbaren, wie ich es bereits im einzelnen erörtert habe und hier noch einmal kurz zusammenfassen will. — Beginnen wir mit den Wirbelbögen, als den ältesten der perichordalen Wirbeltheile, so ist zunächst festzustellen, in welcher Form und welchen Beziehungen sie phyletisch und individuell zuerst auftreten. Es sind selbstständig angelegte Stützen für die Ansätze der Stammmuskeln, welche aber alsbald sich mit der Axe des Stammskelets fest verbinden; in diesen ihren vertebral beschränkten Verbindungen sehe ich die Formbedingungen für die Entstehung der Wirbelkörper, deren materielle Grundlage in der Anwesenheit und den Eigenschaften der Wirbelsaite und ihrer äusseren Scheide gegeben ist. Diese durch die Wirbelbögen bedingte Gliederung

1) Da es sich also hier um ein Hinabsinken von Rippen handelt, kann natürlich davon nicht die Rede sein, in jener abnormen Rippenlage von Torpedo etwa einen Uebergang eines unteren Bogens in den Zustand einer Rippe, durch eine allmähliche Erhebung desselben mitten durch die untere Stammmuskelhälfte zu vermuthen.



der Wirbelsäule kann aber nur die Bedeutung haben, die Wirkung der ersteren zu vervollkommnen, welche mit ihren Seitenfortsätzen als Träger mannigfach angeordneter Muskelansätze ebenso sehr in sich feste (vertebral) als gegeneinander bewegliche (intervertebral) Stützpunkte am Axentheile des Wirbelsystems brauchen. Daher finden wir die fortschreitende Entwickelung der ganzen Wirbel nur insofern wesentlich in der weiteren Ausbildung der Wirbelkörper gekennzeichnet, als dieselbe der Wirkungsfähigkeit der Wirbelbögen und ihrer Fortsätze dient. — Nach solcher Ueberlegung erscheint uns das Wirbelsystem der Cyklostomen, der Störe und selbst der Chimären entschieden niedriger angelegt als dasjenige der Plagiostomen; denn den beiden ersten Formen fehlt sogar das wichtigste Substrat der Wirbelkörper, die äussere Chordascheide, den Chimären wenigstens die Gliederung derselben. Dennoch büssen gerade die Plagiostomen die durch ihre gesammten Wirbelanlagen angebahnte höhere Funktionsfähigkeit ihrer Wirbelbögen durch die weitere Umbildung derselben ein. Indem das Längenwachsthum ihrer oberen Bögen im Vergleich mit den ähnlichen Verhältnissen z. B. bei Accipenser entschieden zurückbleibt, sodass sie über dem Rückenmark einander meist nicht erreichen, breiten sie sich namentlich basalwärts so sehr aus, dass sie mit oder ohne Vermittelung der Schaltknorpel ein festes Gefüge bilden, welches alle Vortheile der Wirbelgliederung wieder aufhebt und in dieser Beziehung durch die völlige Verwachsung der einzelnen Glieder (Rajidae) nicht wesentlich übertroffen wird. Wir haben es hier also mit einer unzweifelhaften Rückbildung der oberen Wirbelbögen zu thun, auch wenn wir nur die miteinander nicht verschmolzenen berücksichtigen; und im Zusammenhange damit tritt dann auch ihre eigentlich sekundäre Beziehung zum Rückenmarkskanal mehr in den Vordergrund, erscheint die Röhrenbildung um denselben alsdann von grösserer Bedeutung als die Herstellung einer Reihe von diskreten lokomotorischen Skelettheilen. Diese Rückbildung zieht aber eine andere nach sich.

Obgleich die Bögen die Gliederung der äusseren Chordascheide, die Bildung der die festen Wirbelkörper beweglich verbindenden Intervertebralringe hervorrufen, so wird doch der nothwendige Fortschritt in der Entwickelung der letzteren, welcher bei den höheren Vertebraten auf der gleichen Grundlage die Gliederung der Wirbelsäule vollendet, nämlich die intervertebrale Gelenkbil-

dung bei den Plagiostomen nicht erreicht. Ihre Intervertebralringe bleiben alsbald sowohl im Wachsthum, wie in der morphologischen und histiologischen Differenzirung zurück, wobei als deutliches Zeichen der Rückbildung sich die grössten Unregelmässigkeiten offenbaren, sodass der atrophische Intervertebralwulst (Acanthias) ebenso nutzlos erscheint, als der Intervertebralknorpel (Squatina, Rajidae) lediglich zur vollständigen Verschmelzung der Wirbelkörper hinüberführt. Mag man nun den Grund dieser Rückbildung darin sehen wollen, dass die über die ganze Länge der Wirbelkörper bis zur gegenseitigen Berührung auswachsenden Bogenbasen den Gegensatz von vertebralen und intervertebralen Abschnitten wieder abschwächten, oder dass die Beschränkung in der Beweglichkeit den rückgebildeten Wirbelbögen auch die Ausbildung der dieselbe unterstützenden Einrichtungen unterbrach, gleichsam nach dem Princip der Rückbildung durch Nichtgebrauch — immer wird man diese Rückbildung in der höher veranlagten Gliederung der Wirbelsäule auf die bezeichnete Rückbildung der Bögen zurückführen können.

Was endlich die von den unteren Bögen der Plagiostomen ausgehende Rippenbildung betrifft, so muss sie als eine höhere Entwickelungsstufe jenes Bogensystems bezeichnet werden als dessen blosse Umwandlung in Pleuralbögen. Denn die Rippenbildung hängt, wie ich zeigte, mit einer weiter vorgeschrittenen Gliederung der Stammmuskeln zusammen, sodass sich Beides erst bei den Amphibien und Amnioten vollständig wieder einstellt. Sieht man aber zu, wie die Plagiostomenrippen angelegt werden und wie sie sich später darstellen, so wird man auch an ihnen eine regressive Metamorphose nicht verkennen. Die Rippen von Scyllium, welche zuerst in der Stärke der oberen Bögen erscheinen (Fig. 23), sind später so dünn und so in Sehnen verwachsen, dass sie schwer freizulegen sind; die erwachsenen Dornhaie besitzen etwas breitere aber ebenfalls dünne und kurze Rippenrudimente, welche für Muskelansätze ebenso bedeutungslos sind als die ersteren; und die bei den Rajiden sich einstellende Verwachsung der vorderen Rippenfortsätze unter einander beschliesst die Rückbildungsreihe dieser zu freier Bewegung angelegten Skelettheile.

Wir sehen also das ganze Wirbelsystem der Plagiostomen im allgemeinen zu höherer Ausbildung, zur Erzielung von gesonderten und beweglichen Wirbeln mit abgegliederten Rippen angelegt, aber

durch Rückbildung soweit verändert, dass es mit Rücksicht auf seine ursprünglichen und wesentlichen Beziehungen zur Muskulatur nicht viel mehr darstellt, als eine elastische Skeletaxe, während die morphologisch viel niedriger angelegte Wirbelsäule der Störe die gleichen, durch die wohlentwickelten Pleuralbögen vielleicht noch vollkommenere Dienste leistet.

---

4. Chimaera.

Das Wirbelsystem von Chimaera ist am ausführlichsten von J. Müller beschrieben worden (No. 25 S. 84—88, 91); über die Textur desselben schrieben ferner Leydig (No. 23 S. 150, 151), Gegenbaur (No. 6 S. 378—382) und Owen (No. 29ª S. 32). — Ich selbst habe ausser einem ganzen Skelet einige Durchschnitte aus der Mitte einer Wirbelsäule von Chimaera untersuchen können (vgl. Taf. XXVIII Fig. 10—12). Die Chorda fand ich dort erweicht und in einem solchen Zustande der Rückbildung oder Auflösung, dass das Fachwerk des Gallertkörpers kaum zu erkennen war (Fig. 10, 12). Die dünne Kutikularscheide, die dicke zellige Aussenscheide und ihre starke, gelbe Elastica externa (Leydig) sind leicht zu unterscheiden. Bekanntlich verläuft die äussere Chordascheide dieser Selachier vollständig gleichmässig, ohne Andeutung einer Gliederung in Wirbelkörper, wesshalb auch die Chorda vertebrale Einschnürungen entbehrt. Dass J. Müller, indem er diese äussere Chordascheide von Chimaera ein „Faserknorpelrohr“ nannte, dabei nicht eine bestimmte zellige Textur im Auge hatte, erhellt einmal aus der Zeit, in welcher er schrieb, und dann auch daraus, dass er denselben Namen zugleich auch für die kutikularen Chordascheiden der Cyklostomen und Störe gebrauchte (a. a. O. S. 84). Leydig bezeichnet jene Chordascheide von Chimaera als Bindegewebe mit cirkulären Fasern, dessen Bindegewebskörperchen innerhalb der ringförmigen Verkalkungen zu Knochenkörperchen würden. Gegenbaur schliesst sich im allgemeinen an Leydig an; die ganze Masse der Scheide nennt er eine Faserschicht mit spindelförmigen Lücken, in welchen nicht selten Zellenreste wahrzunehmen sind, und die Kalkringe sollen, in Ermangelung von Knochenkörperchen, nicht aus wirklichem Knochen, sondern aus

einer Bindegewebsverkalkung bestehen. Erst gegen das Schwanzende hin verwandelt sich dieses Fasergewebe in Knorpel. Owen dagegen spricht einfach von einer knorpeligen Chordascheide. — Nach meinen Untersuchungen besteht aber die letztere wenigstens im mittleren Theile des Rumpfes, auch abgesehen von der Verkalkung, nicht aus einem durchweg gleichen Gewebe.

Durch die ringförmigen Verkalkungen erscheint die Scheide in ihrer ganzen Dicke wie bei den Plagiostomen in drei koncentrische Zonen gesondert, von denen die innere und äussere eine ausgesprochen faserige Grundsubstanz mit koncentrischem und auch schrägem Verlauf der Fasern (Gegenbaur) besitzen (Fig. 10, 12). Die in den drei Zonen eingeschlossenen zelligen Elemente sind nun freilich durchgängig spindelförmig oder doch in spindelförmigen Gruppen und koncentrisch angeordnet, aber nicht überall von gleichem Inhalt. An Querdurchschnitten der ganzen Wirbelsäule erscheinen sie innerhalb der verkalkten Mittelzone und nach innen und aussen längs derselben als ganz evidente und sehr häufig in Theilungszuständen befindliche[1]) Knorpelzellen (Fig. 11). Weiter gegen die Peripherie und anderseits gegen die Chorda verliert sich der deutliche Zellencharakter der spindelförmigen Elemente; der Kontur ist verwischt, der Kern meist nicht mehr nachweisbar, die ganze Masse bröckelig, wie in Zerfall begriffen. Auf horizontalen Durchschnitten machen die peripherischen Theile der Mittelzone ebenfalls den Eindruck einer Knorpelverkalkung, während im Innern die zackigen Zellen durch feine Kanälchen in Verbindung gesetzt sind, sodass die ganze Zone lebhaft an die knöcherne Mittelzone von Acanthias erinnert. Da nun das Verhalten der zelligen Elemente in der Innen- und Aussenzone ganz unzweideutig auf eine Rückbildung hinweist, und anderseits die Verkalkung der Mittelzone offenbar die frühere Zellenform konservirt, so darf man schliessen, dass die ganze äussere Chordascheide von Chimaera anfangs ein knorpeliges Gewebe besass, dessen rückgebildeter Zustand aber nicht mit einem fibrillären Bindegewebe verglichen werden kann, da die Zellen eben nur in Auflösung begriffene Knorpelzellen sind.

Als weiteren Beleg dafür, dass wir es hier mit rückgebildetem Knorpel zu thun haben, möchte ich den Uebergang des fraglichen

1) Auch Gegenbaur erwähnt die Theilungszustände der „Lücken“

Gewebes in vollkommenen Knorpel an dem Schwanzende (Gegenbaur) nicht heranziehen; denn das Schwanzende der Fische ist häufig auch histiologisch abnorm gebildet, z. B. die äussere Chordascheide mancher Teleostier dort knorpelig, während sie an der übrigen Wirbelsäule diese Textur nicht zeigt (Kölliker). Dagegen passt jene meine Auffassung vom Gewebe der Chordascheide von Chimaera ganz gut zu dem Mangel einer Wirbelkörperbildung, insofern derselbe sich ebenfalls auf eine Art von Rückbildungsprocess zurückführen lässt. Die Knochenringe dürfen freilich wegen ihrer Anzahl — stets mehre je auf ein Körpersegment oder ein Wirbelbogenpaar — mit den vertebralen Knochenringen der Plagiostomenwirbel nicht verglichen werden (Gegenbaur), trotzdem sie für sich allein betrachtet eine gewisse Aehnlichkeit mit denselben nicht verkennen lassen; denn sie sind nach ihrem Durchschnitt nicht cylindrich, sondern bandförmig breit und zeigen sogar eine mittlere Einschnürung wie die jungen knöchernen Doppelkegel der Plagiostomenwirbel (Fig. 12). Von diesen letzeren Bildungen entfernen sie sich aber auch noch dadurch, dass sie, wie mir schien, theilweise miteinander verschmelzen; wenigstens fand ich, dass während die Knochendurchschnitte an den Enden der ganzen, über mehre Knochenringe ausgedehnten Horizontaldurchschnitte in der rechten und linken Hälfte symmetrisch miteinander korrespondirten, in der Mitte der einen Hälfte ein Knochendurchschnitt mehr vorhanden war als in der anderen Hälfte. Immerhin wird man diese bandförmigen, dicht aneinander gedrängten Knochenringe, wenn auch nicht mit den vertebralen Knochenröhren, doch mit der verkalkenden Mittelzone der Plagiostomenwirbel ganz im allgemeinen vergleichen können. Da nun diese Erscheinung bei den Plagiostomen (und auch bei höheren Vertebraten z. B. den Anuren) mit der Wirbelkörperbildung zusammenfällt, so darf ihre Wiederholung bei Chimaera wohl ohne zu viel Kühnheit so gedeutet werden, dass sie die zurückgebliebene Spur einer angebahnten, aber dann wieder durch irgend welche Umstände zurückgedrängten Wirbelkörperbildung sei, mag man nun dazu annehmen, dass die letztere auch bei den Stammformen der Chimaera nicht viel weiter entwickelt war oder sich phyletisch von einer viel höheren Stufe zurückbildete. Ich glaube daher, dass wir in dem relativ indifferenten Zustande der äusseren Chordascheide dieser Selachier nicht etwa den ursprünglichen Zustand derselben, wie er

der Wirbelkörperbildung der übrigen Selachier vorausging, erhalten sehen dürfen. Die Knorpelbildung, die Anlage der drei Zonen und die Verkalkung der mittleren von ihnen sind Vorgänge, welche wir in der Ontogenie der Plagiostomen an der anfangs völlig indifferenten äusseren Chordascheide im Gefolge der Wirbelkörperbildung auftreten und fortschreiten sehen; ihre Anwesenheit bei Chimaera bedeutet also den Anfang einer ähnlichen Entwickelung, während der Zerfall des Knorpels und die Unregelmässigkeit in der verkalkenden Mittelzone die Unterbrechung jener Entwickelung anzeigt und so den Mangel an Wirbelkörpern aus einer wenigstens relativen Rückbildung erklärt.

In der Bildung der knorpeligen[1]) Wirbelbögen zeigt Chimaera eine viel grössere Uebereinstimmung mit den Plagiostomen. Auch bei den ersteren gibt es zweierlei obere Bogenbildungen: 1. mit breiter Basis der äusseren Chordascheide aufsitzende, und nach oben spitz zulaufende Knorpelplatten, welche über dem Rückenmarkskanal sich nicht vereinigen, und 2. dazwischenliegende, unten spitze und dagegen oben breit zusammenstossende, in einer dachförmigen Kante verbundene Stücke, zwischen deren aufeinanderfolgende Paare sich zudem noch oberen Schlussstücke einfügen. J. Müller bezeichnet nun die ersteren kleineren Knorpelstücke als Intercalaria, die zweiten als die eigentlichen Wirbelbögen (No. 25 S. 87, 91, 256). Diese Auffassung liesse sich jedoch nur durch den direkten Vergleich zwischen Chimaera und Accipenser stützen, indem letzterer kleine, zwischen die Bogenbasen eingeklemmte Intercalaria besitzt. Vergleicht man aber wie billig, Chimaera zunächst mit den Plagiostomen, so ergeben sich die oben spitz auslaufenden und mit einander nicht verbundenen Stücke gerade als die eigentlichen Wirbelbögen. Dass dieselben noch mehr als bei den Plagiostomen gegen die Intercalaria an Grösse zurückstehen, spricht nur dafür, dass sie bei Chimaera noch früher der schon bei den Haien und Rochen besprochenen Rückbildung unterliegen. — Dem entsprechend erscheinen auch die unteren Bögen bis auf basale Stümpfe verkümmert, ohne dass von Rippen bisher irgend etwas bekannt geworden wäre. Die Verschmelzung aller

---

1) Die von Gegenbaur erwähnte Knochenrinde der Bögen, welche mit derjenigen der Plagiostomen völlig übereinstimmt, habe ich an meinem Exemplar nicht angetroffen.

vorderen Wirbelbögen untereinander (Müller, Gegenbaur) ist endlich nur ein weiterer Schritt in der regressiven Metamorphose, welche das Wirbelsystem von Chimaera weit mehr als bei den übrigen Selachiern von einer fortschreitenden Wirbelbildung entfernt.

Litteraturverzeichniss.

1. Agassiz, Recherches sur les poissons fossiles etc. Bd. II.

2. v. Baer, Bemerkungen aus meinem zootomischen Tagebuche, in: Berichte von der königl. anatomischen Anstalt zu Königsberg S. 16—24.

3. Balfour, The development of Elasmobranch Fishes, in: Journal of Anatomy and Physiology Vol. XI.

4. Cartier, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, in: v. Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. XXV Suppl. 1875.

5. Franque, Afferuntur nonnulla ad Amiam calvam accuratius cognoscendam Diss. Berlin 1847.

6. Gegenbaur, Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend anatomischen Bemerkungen, in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft Bd. III.

7. Derselbe, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien.

8. Derselbe, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Heft. 1. Schultergürtel der Wirbelthiere. 2. Brustflosse der Fische.

9. Derselbe, Dass. 3. Heft. Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere.

10. Derselbe, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1870.

11. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 1878.

12. Derselbe, Einige Bemerkungen zu Goette's „Entwickelungsgeschichte der Unke etc.“ in: Gegenbaur, Morphologisches Jahrbuch I.

13. Goette, Die Entwickelungsgeschichte der Unke.

14. Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des

Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 1. Die Cyklostomen, in Bd. XV dieses Archivs.

15. Hasse und Schwarck, Studien zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule u. s. w. in: Hasse, Anatomische Studien.

16. Derselbe, Morphologische Studien. Die fossilen Haie I. Die fossilen Squatinae, in: Gegenbaur, Morphologisches Jahrbuch Bd. II.

17. Derselbe, Die fossilen Wirbel. Die Cestracionten, ebend. Bd. IV.

18. Derselbe, Dass. Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der Gattung Selache, ebend. Bd. IV Suppl.

19. Derselbe, Anatomische und paläontologische Ergebnisse. I. Ueber den primären und sekundären Wirbel der ausgestorbenen Reptilien.

20. Kölliker, Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderen Fische, in: Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg Bd. X.

21. Derselbe, Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier, insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei, in: Abhandlungen, herausgegeben von der Senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt Bd. V.

22. Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien.

23. Derselbe, Lehrbuch der Histologie.

24. Meckel, System der vergleichenden Anatomie Bd. II. 1.

25. Müller, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, der Cyklostomen mit durchbohrtem Gaumen I. Osteologie und Myologie, aus: Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1834.

26. Derselbe, Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische, in: Monatsberichte der Königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1844.

27. Derselbe, Fernere Bemerkungen über den Bau der Ganoiden, in: Archiv für Naturgeschichte XII. Jahrgang 1846 Bd. I.

28. Müller, Aug., Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule in: J. Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1853.

29. Müller, W., Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena I. Ueber den Bau der Chorda dorsalis, in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft Bd. VI.

29a. Owen, Comparative anatomy and physiology of Vertebrata Vol. I.

30. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. I. Die Fische 1854.

31. Wagner, Dissertatio de Spatulariarum anatome Berlin 1848.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XXVIII.

Allgemeine Bezeichnungen.

a Aortenkanal.
c Gallertkörper der Chorda.
cs Kutikularscheide der Chorda.
cs' Zellige Scheide der Chorda.
e Elastisches Längsband.
f Flossenträger.
h Hämalfortsatz.
i Interkalarknorpel.
m Seitenmuskulatur.
ob Oberer Wirbelbogen.
r Rückenmarkskanal.
s Sehnenhaut.
ub Unterer Wirbelbogen (Spinalbogen).
ub' Unterer Basalstumpf.
ub'' Pleuralbogen.
v Kaudalvene.

Fig. 1—6 von Accipenser sturio.

Fig. 1. Querdurchschnitt durch die hintere Schwanzgegend, ct Oberhäutchen der Kutikularscheide, x Band des Aortenkanals.

Fig. 2. Querdurchschnitt durch die vordere Schwanzgegend, ct, x wie vorher.

Fig. 3. Querdurchschnitt durch den Rumpf, ct wie vorher.

Fig. 4. Schräger, mit den Pleuralbögen verlaufender Durchschnitt, k Knochenscheide des Pleuralbogens.

Fig. 5. Seitenansicht der oberen Wirbelbögen im Bereich der Rückenflosse und der unteren aus dem Hinterrumpf, der vorderen und hinteren Schwanzgegend, ch Chorda.

Fig. 6. Stück aus dem Durchschnitt der Chorda, stark vergrössert, x zellige Rindenschicht des Gallertkörpers.

Fig. 7—9 von Accipenser ruthenus juv.

Fig. 7. Längsschnitt der Chorda vom Schwanzende.

Fig. 8. Dasselbe aus der Rumpfmitte.

Fig. 9. Stück der vergänglichen vorderen Rückenflosse, p Flossenhaut, q hohle Knochenstrahlen.

Fig. 10—12 von Chimaera monstrosa.

Fig. 10. Querdurchschnitt des Rumpfes, ct Oberhäutchen, k Knochenring der äusseren Chordascheide.

Fig. 11. Knorpelzellen dieser Chordascheide.

Fig. 12. Theil eines horizontalen Längsschnittes der Wirbelsäule und ihrer Scheide, k Knochenringe.

Taf. XXIX.

Allgemeine Bezeichnungen für Taf. XXIX—XXXIII.

a Aorta, Aortenkanal.
az Aussenzone.
c Chorda (Gallertköper).
cs Innere oder Kutikularscheide der Chorda.
cs' Aeussere Chordascheide.
e Elastisches Längsband (Oberer Wirbelkanal).
g Gemeinsame Wurzel des oberen und unteren Wirbelbogens.
gl Spinalganglien.
i Interkalarknorpel.
in Intervertebralring.
iz Innenzone.
iz' Vertebraler Knorpelring derselben.
l Limitans externa.
m, m' Obere und untere Hälfte der Stammmusknlatur.
ms Horizontale Grenze zwischen denselben.
mz Mittelzone, knöcherner Doppelkegel.
ob Oberer Wirbelbogen.
os Oberes Schlussstück des Wirbelkanals.
r Rückenmarkskanal.
r' Rückenmark.
rp Rippe, Rippenfortsatz.
s Seitenkanal.
s' Seitennerv.
ub Unterer Wirbelbogen, Spinalbogen.
v Kaudalvene, -kanal.
vb Verbindungsstück der Wirbelbögen untereinander.

Fig. 13—25 von Scylliumembryonen.

Fig. 13. Querdurchschnitt durch den Schwanz von Sc. catulus (28 mm), b die Wirbelanlagen umgebendes Bildungsgewebe (Bindegewebe).

Fig. 14. Querdurchschnitt durch den Schwanz von Sc. canicula (32 mm), b wie in Fig. 13.

Fig. 15. Horizontaler Durchschnitt des Rumpfes dicht über der Chorda von Sc. catulus (28 mm) b wie in Fig. 13, x intersegmentale Muskelgrenze.

Fig. 16. Dasselbe von Sc. canicula (32 mm), b, x wie in Fig. 15, von x bereits Sehnenbündel zum Wirbelbogen hinziehend, d Dura mater, p Pia mater.

Fig. 17. Flächenansicht der äusseren Chordascheide von Sc. catulus (27 mm).

Fig. 18—25 von reifen Embryonen von Sc. canicula.

Fig. 18. Vertebraler Querdurchschnitt durch die mittlere Schwanzgegend.

Fig. 19. Intervertebraler Querdurchschnitt aus derselben Gegend, b Bindegewebe zwischen dem Interkalarknorpel und dem Intervertebralringe.

Fig. 20. Vertebraler Querdurchschnitt aus der Nähe der Schwanzwurzel.

Fig. 21. Dsgl. aus der Aftergegend, n Nieren.

Fig. 22. Dsgl. aus der hinteren Rumpfgegend, n Nieren.

Fig. 23. Dsgl. aus der vorderen Rumpfhälfte, n Nieren.

Fig. 24. Aus dem horizontalen Durchschnitt eines Schwanzwirbels, b zellenlose Schicht der Innenzone, p protoplasmatische Rindenschicht des chordalen Gallertkörpers.

Fig. 25. Horizontaler Durchschnitt durch die oberen Schlussstücke der Schwanzgegend, x intersegmentale Muskelgrenzen.

Taf. XXX.

Fig. 26—29 von Scyllium canicula.

Fig. 26. Querdurchschnitt durch den Schwanz eines Embryo von 32 mm, b Bindegewebe, p Pia mater, d Rückenmarkshäute.

Fig. 27. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus der Schwanzgegend eines reifen Embryo, vt vertebraler Abschnitt der äusseren Chordascheide, b zellenlose Schicht der Innenzone (s. Taf. XXIX Fig. 24).

Fig. 28. Dsgl. aus dem Rumpf, vt wie in Fig. 27.

Fig. 29. Dsgl. aus dem Rumpfe eines erwachsenen Hundshais.

Fig. 30—34 von Acanthias vulgaris.

Fig. 30. Vertebraler Querdurchschnitt aus dem Schwanz eines Embryo von 22 ctm, b zellenlose Schicht der Innenzone, h Hämalfortsätze.

Fig. 31. Querdurchschnitt am vorderen Ende der kaudalen Rückenflosse desselben Embryo, f Flossenträger.

Fig. 32. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus dem Rumpfe eines gleichen Embryo, b wie in Fig. 30, k Verkalkung der Mittelzone.

Fig. 33. Ein Theil der Mittelzone aus einem gleichen Durchschnitt, aber vor dem Eintritt der Verkalkung, stark vergrössert.

Fig. 34. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus dem Rumpfe eines erwachsenen Dornhais.

Taf. XXXI.

Fig. 35—40 von Mustelusembryonen.

Fig. 35. Querdurchschnitt durch den Vorderrumpf eines Embryo von M. laevis (10 cm), m'' der von der unteren Stammmuskelhälfte abgesonderte Bauchmuskel, n Niere.

Fig. 36. Ein Theil der äusseren Chordascheide eines gleichen Durchschnitts, stärker vergrössert und mit der Camera lucida gezeichnet.

Fig. 37. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus dem Rumpfe eines gleichen Embryo.

Fig. 38. Querdurchschnitt durch die vordere Schwanzgegend eines Embryo von M. vulgaris (22 cm), vb die verkalkenden Verbindungsstücke der Bögen als Ausgangspunkte der senkrechten und horizontalen Knochenleisten, x Anlagen der schrägen Knochenleisten in der äusseren Chordascheide.

Fig. 39. Das obere der eben bezeichneten Verbindungsstücke der Bögen mit seiner Umgebung, stärker vergrössert und mit der Camera lucida gezeichnet, b Bindegewebe, p Perichondrium.

Fig. 40. Horizontaler Durchschnitt durch die oberen Schlussstücke desselben Embryo.

Fig. 41 und 42 von Carcharias lamia (20 cm).

Fig. 41. Querdurchschnitt durch die vordere Schwanzgegend, sp untere Spinalnervenwurzel, sh Sehnenhaut, b das von ihr überdeckte Bindegewebe, x und vb wie in Fig. 38, ub untere Wirbelbögen, links zu einem Pleuralbogen abgegliedert.

Fig. 42. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus dem Schwanze.

Fig. 43—45 von Squatina vulgaris (16 cm).

Fig. 43. Querdurchschnitt aus dem Rumpfe, x Blutgefässstränge des Wirbelkörpers.

Fig. 44. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus dem Rumpfe, x wie in Fig. 43.

Fig. 45. Zellen der Innenzone eines gleichen Durchschnitts stärker vergrössert, in natürlicher Lage (a) und zusammengestellt (b).

Taf. XXXII.

Fig. 46—53 von Embryonen (7 cm), 54—56 von Jungen (12 cm) von Raja clavata.

Fig. 46. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus dem Rumpf.

Fig. 47. Querdurchschnitt durch den Schwanz.

Fig. 48. Dsgl. aus der Aftergegend, cs' äussere Chordascheide am Ende eines vertebralen Abschnittes, d Kloake.

Fig. 49. Dsgl. aus dem Hinterrumpf, cs' wie in Fig. 48.

Fig. 50. Dsgl. aus der Mitte des Rumpfes, f der Vorderflügel des nächst hinteren unteren Bogens, vgl. Fig. 56.

Fig. 51. Dgl. aus der vordersten Rumpfgegend, ob die direkte Verbindung der oberen Bögen (Dornfortsatz) mit einem Fortsatz zum Schultergürtel x.



Fig. 52. Dsgl. von dem Schultergürtel, k Kiemenbögen.

Fig. 53. Der Wirbelkörper desselben Durchschnitts, stärker vergrössert, cs' die äussere Chordascheide über der Chorda direkt verknöchend.

Fig. 54. Querdurchschnitt des Wirbelkörpers aus der Mitte des Rumpfes mit den Verkalkungen des Knorpels.

Fig. 55. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus dem Rumpfe.

Fig. 56. Die unteren Bögen derselben Gegend von oben gesehen, f vorderer, f' hinterer Flügel des Bogens.

Taf. XXXIII.

Fig. 57 und 58 von einem Embryo (55 mll), 59—64 von Jungen (9 ctm) von Torpedo ocellata.

Fig. 57. Querdurchschnitt aus der Rumpfmitte, vt vertebraler Theil der äusseren Chordascheide, x zwischen den Bogenbasen eingeschlossenes Bindegewebe.

Fig. 58. Aus einem horizontalen Wirbeldurchschnitt, vt wie in Fig. 57.

Fig. 59. Querdurchschnitt aus der hinteren Rumpfgegend.

Fig. 60. Querdurchschnitt des Wirbelkörpers aus der Rumpfmitte, x wie in Fig. 57.

Fig. 61. Dsgl. aus der vorderen Rumpfgegend.

Fig. 62. Horizontaler Wirbeldurchschnitt aus der hinteren Rumpfgegend.

Fig. 63. Theil des Intervertebralrings aus einem gleichen Durchschnitt, stärker vergrössert.

Fig. 64. Die Wirbelsäule der hinteren Rumpf- und vorderen Schwanzgegend nach Abtragung der oberen Bögen, von oben gesehen; im hinteren Theil sind die ganzen Wirbelkörper entfernt, um die unteren Bögen ganz zu übersehen. w Wirbelkörper, x Gefässkanäle zwischen den aufeinander folgenden unteren Bögen, von denen dasjenige Paar, welches den ersten kaudalen Spinalbogen bildet, zugleich noch ein (letztes) Rippenpaar trägt.

Beiträge zur Anatomie des Auges

von

Dr. **Ludwig Löwe**

in Berlin.

Unter Mitwirkung von Dr. **N. v. Kries,**

weiland Assistenten an der ophthalmologischen Klinik zu Halle a./S.

Hierzu Taf. XXXIV—XXXVI.

Von allen Thematen der Anatomie hat das Auge wohl unstreitig bisher die zahlreichsten und sorgfältigsten Bearbeitungen erfahren. Trotzdem ist man doch noch weit entfernt eine vollständige Kenntniss dieses Gebildes zu besitzen. Im Gegentheil, man kann vielleicht ohne Furcht Widerspruch zu erfahren behaupten, dass nach gewissen Richtungen hin das Sehorgan eines der dunkelsten Kapitel der gesammten Anatomie und hierin höchstens mit dem Centralnervensystem in Parallele zu setzen ist. Namentlich gilt dies in Bezug auf die Begrenzung der einzelnen Augenhäute gegeneinander.

§. 1. Wie verhalten sich die Begrenzungsschichten von Glaskörper und Retina zu einander?

Bekanntlich sind über diesen Punkt drei Ansichten in Umlauf. Während einige Autoren dem Glaskörper sowohl als auch der Netzhaut je eine besondere Begrenzungshaut zuschreiben, betonen Andere, dass sich zwischen Glaskörper und Netzhaut immer nur eine einzige Membrana limitans darstellen lasse. Und von dieser ist es wieder fraglich, ob sie der Netzhaut oder dem Glaskörper zuzurechnen sei. Eine dritte Gruppe lässt endlich Retina und Glaskörper continuirlich mit einander verwachsen sein.

Nach meinen Untersuchungen existirt a) beim Kaninchen ein sehr verschiedenes Verhalten, je nachdem es sich um die cen-

tralen, dicht an der Papille gelegenen oder um die mehr peripherischen Partien des Auges handelt. Was zuerst den letzterwähnten Augenabschnitt anbetrifft, so existirt an der ganzen peripherischen Glaskörperpartie eine eigenthümliche Begrenzungshaut überhaupt nicht. Die Randschicht des Glaskörpers ist gegen die Retina hin nicht erst besonders verdichtet; sie bildet jedenfalls keine eigentliche membrana hyaloidea. An Isolationspräparaten der Glaskörperoberfläche bleiben deshalb immer grosse Fetzen Glaskörpersubstanz an der Innenfläche des Präparates haften. Die peripherische Netzhautcircumferenz ist bei lepus cuniculus ebenfalls nur durch die in der Fläche zu einer Art linea limitans retinae zusammengeflossenen Füsschen der Radialfaserkegel gegen die Glaskörpersubstanz hin abgegrenzt. Die linea limitans hyaloidea Fig. C (l h) und die linea limitans retinae Fig. C (l r) stossen an vielen Präparaten dicht aneinander. In andern Fällen, wenn bei der Härtung sich der Glaskörper ein ganz klein wenig retrahirt hat und Retina und corp. vitreum durch einen kleinen Zwischenraum getrennt sind Fig. C (z), liegen in letzterem kleine kugelförmige Massen (Fig. 3 c) oder netzförmig angeordnete dunkle Ringe (Fig. 2) homogenen Materials. Sie sind in eine feine gerinnselartig punktirte, amorphe Kittsubstanz eingebettet, in der sich auch Wanderzellen finden (Fig. 3 b) und die bewirkt, dass im frischen Zustande Retina und Glaskörper beim Kaninchen nicht von einander zu trennen sind. Die ersten Symptome cadaveröser Erweichung bestehen in der Verflüssigung dieser Zwischenmasse, wodurch es möglich wird, das corp. vitreum von der Netzhaut abzulösen.

Wie erklären sich die in Fig. 2 und 3 abgezeichneten Bildungen? Offenbar nur dadurch, dass man einen praeexistenten Zwischenkitt zwischen Retina und Glaskörper annimmt. Derselbe erfährt von den Gebilden an der Unterfläche der Retina mancherlei Gestaltumänderungen, da sich letztere in ihm ebenso abdrücken wie ein Petschaft in Siegellack. Man kann dies leicht folgendermassen demonstriren. Man härtet ein frisches Kaninchenauge in grossen Mengen einer ein- bis zweiprozentigen Lösung von doppelt chromsaurem Kali durch mehrere Monate hindurch. Dann wäscht man das Auge in Wasser sorgfältig aus, färbt in Carmin in toto und bewahrt endlich, nach abermaliger Auswaschung in Wasser, das Präparat in grossen Mengen absoluten Alkohols auf. Wenn man ein so behandeltes Sehorgan im Aequator halbirt, so kann

man in den meisten Fällen den Glaskörper vollständig und leicht unter Alkohol von der Netzhaut ablösen. Mit einem Scheerenschnitt entnimmt man ein Stückchen der Oberfläche und bringt es in einem Tröpfchen Glycerin mit einem Deckglas bedeckt unter das Mikroskop. Man kann dann mit stärksten Vergrösserungen ohne Gefahr für das Präparat untersuchen, da die vorgängige Härtung und Färbung ein nachträgliches Verschieben der Theilchen unmöglich macht.

Als constanter Befund an manchen Theilen der Glaskörperoberfläche müssen ferner noch endothelartige meist undeutlich abgegrenzte Zellen (Fig. 1) erwähnt werden. Sie kommen immer nur in kleinen Gruppen vor, niemals sind sie über die ganze Glaskörperoberfläche verbreitet. Sie zeigen neben den Kernen helle Vacuolen (Fig. 1 b) und dunkelrothe unregelmässig conturirte kleine Massen (Fig. 1 c) die Resten von rothen Blutkörperchen ähneln.

In der Zwischenkittmasse zwischen den Grenzlinien des Glaskörpers und der Retina verlaufen die Sehnervenfasern Fig. C (o f) bei ihrem Traject von der Papille bis zu ihrem Endpunkt. Dieselben liegen also nach innen von der durch den Zusammenfluss der Radialfaserkegel gebildeten linea limitans interna Retinae Fig. C (l r). Max Schultze (Strickers Lehrbuch), Schwalbe (Handbuch von Graefe und Saemisch) und W. Müller (Stammesentwicklung des Sehorgans) lassen dagegen in ihren bekannten Schematen der Retina die Sehnervenfasern nach aussen von der linea limitans interna gelegen sein. Der Widerspruch zwischen den Angaben der ebengenannten drei Autoren und den meinigen erklärt sich folgendermassen: Die von Max Schultze, Schwalbe und W. Müller gezeichnete linea limitans interna Retinae entspricht der linea hyaloidea. An der Sehnervenpapille und soweit die Sehnervenbündel reichen, legt sich nämlich (beim Kaninchen) der Glaskörper dicht an die Retina an, indem derselbe durch die von H. Müller beschriebene Gefässaussprossung zu einer theilweisen Involution in die Netzhaut gezwungen wird. So wird am Centrum des Augenhintergrundes und in dessen Umgebung die linea limitans hyaloidea zur inneren Grenze der Netzhaut. Die linea limitans retinae dagegen ist bei lepus nur an den peripherischen Netzhautpartien gut entwickelt, um die Papille herum fehlt sie. Auf Schultze's, Schwalbe's und Müller's Schema sind mithin die Radialfasern zu weit nach innen

verlängert, sie müssen schon jenseits der Nervenfaserbündel aufhören.

Die in Fig. 2 gezeichneten Gebilde sind als verdickte Ringe von Kittsubstanz um die Radialfaserkegel-Enden zu deuten. Wenn die Axencylinderfortsätze von der Glaskörperseite her in die Ganglienzellen der Retina eintreten, so müssen offenbar in der durch den Zusammenfluss der Radialfaserkegel gebildeten linea limitans interna Lücken sein, durch welche die beregten Fortsätze passiren können. So erklärt sich sehr schön der Schwalbe'sche Befund, dass die Unterfläche der Radialfaserkegel einer gefensterten Haut (gleichsam einer Filigran-Arbeit) gleichsehe. Manchmal erhält man hiervon ein gutes Präparat, wenn man zufällig ein Stück Retina-Unterfläche parallel ihrer Wölbung trifft, wie dies in Fig. 5 Taf. XXXVII (siehe die folgende Abhandlung über Netzhaut-Genese) mit der Masse f der Fall ist.

Die in Rede stehenden Verhältnisse lassen sich am besten an der Hand der Entwickelungsgeschichte des Glaskörpers begreifen. Bekanntlich existiren augenblicklich zweierlei Meinungen über die Glaskörpergenesis. Arnold (Entwickelungsgeschichte des Auges. Heidelberg 1874), Lieberkühn (Marburger Sitzungsberichte 1872/1873 und 1877), v. Mihalkovicz (Max Schultze's Arch. Bd. XI) einerseits leiten den Glaskörper von der bei der Linseneinstülpung in die primäre Augenblase vorgetriebenen und schon ursprünglich zwischen Linse und Retinaanlage vorhandenen Partie des Kopfplattengewebes ab, während Kessler (Leipzig 1877) andererseits das corpus vitreum als ursprünglich unorganisirtes Exsudat betrachtet, dessen Zellen erst später von Einwanderung herrühren sollen. Beim Kaninchen kann man sich überzeugen, dass die Angaben Lieberkühn's, Arnold's und v. Mihalkovicz's die richtigen sind. Dagegen haben diese drei Autoren die amorphe Kittmasse übersehen, welche von vornherein zwischen Glaskörper und Retina liegt. Kessler hinwiederum hat nur letztere in's Auge gefasst, die eigentliche Glaskörperanlage aber nicht hervorgehoben. Die Figuren A und B ergeben das Vorhandensein beider Substanzen von der frühesten Augenanlage bis zum entwickelten Zustande. Fig. A stellt einen horizontalen Schnitt durch das Auge eines Kaninchenembryo's von 3 mm Körperlänge dar. l ist die Linsenanlage. Dieselbe ist, wie ich v. Mihalkovicz l. c. bestätigen kann, bläschenförmig und zeigt die von demselben Autor beschriebenen rundlichen Körperchen x in ihrem Innern. Zwischen dem

Hinterrand der Linse und der Retina liegt der embryonale Glaskörper c v. Derselbe besteht aus sehr wenig homogener Grundsubstanz. Seine grösste Breite wird von einem bluthaltigen Gefäss ausgefüllt. Er stösst nicht überall unmittelbar an die innere Contur der Retina an; an vielen Stellen (in Fig. A in der linken Ecke) findet sich vielmehr ein Zwischenraum z von nicht ganz unbeträchtlicher Grösse zwischen beiden. Letzterer kehrt so regelmässig wieder und wird ausserdem durch die Verfolgung der späteren Stadien so sicher gestellt, dass man ihn wohl nicht für ein Kunstprodukt erklären kann. Anfänglich wird der Zwischenraum durch eine wasserklare Flüssigkeit eingenommen. Auf allen Präparaten in diesem Stadium ist er mithin scheinbar vollständig leer. Sehr bald aber nimmt die ihn ausfüllende Flüssigkeit andere chemische Charaktere an. Sie gerinnt in chromsaurem Kali und stellt dann am gehärteten Embryo Fig. B eine amorphe ganz fein granulirte sich in Carmin blassroth färbende Masse, z, dar, die von dem farblosen Glaskörper einerseits und der tiefdunklen Retina andererseits sich ganz characteristisch unterscheidet. Eigenthümlich ist ihre topographische Verbreitung. Sie lässt auf dem Horizontalschnitt (Fig. B) die Gegend der papilla optici, p o, frei, sodass hier Netzhaut und corpus vitreum sich berühren. Ebenso stösst an der Zonula ciliaris der Glaskörper direkt an die Ciliarfalte der Retina (c f). An allen übrigen Stellen dagegen ist die Zwischenmasse z (Fig. B) in Form eines auf dem Durchschnitt jederseits dreieckigen gebogenen Keils zwischengeschoben.

Diese entwickelungsgeschichtlichen Daten genügen um den oben geschilderten Befund vom erwachsenen Kaninchen zu erklären, insofern die Thatsache, dass nur an der Papille Glaskörper und Retina verwachsen sind, in Frage kommt. An den peripherischen Partien des Auges kann es zu einer Einwachsung des Glaskörpers in die Netzhaut nicht kommen, weil zwischen beiden die amorphe Kittmasse, z, liegt. Im späteren Leben ist letztere allerdings auf ganz minimale Reste reducirt. Aber sie verschwindet nie ganz. An der Papille dagegen ist die Kittmasse, z, schon von Anfang an nicht vorhanden; desshalb kann hier ein Einwachsen der Gefässe des corpus vitreum in die Sehnervenbündel und in die Netzhaut von Statten gehen. An der Ora serrata grenzt zwar der Zonularvorsprung des Glaskörpers ebenfalls unmittelbar an die Retina; hier kommt es aber nicht zur Verwachsung, wahrscheinlich deshalb, weil hier die Glaskörpergefässe schon bei der Geburt schwinden.

b) Alles bis jetzt Gesagte bezieht sich ausschliesslich auf das Kaninchen. Beim Menschen sind die Verhältnisse andere. Mir liegt ein Präparat vor, das einem hingerichteten 20 jährigen gesunden Individuum entstammt; dasselbe verdanke ich der collegialen Güte des Wiener Prosectors Herrn Dr. Zuckerkandl, dem hier öffentlich für seine Liebenswürdigkeit zu danken mir eine angenehme Pflicht ist. Das Auge wurde von Herrn Dr. Zuckerkandl ganz kurze Zeit nach dem Tode entfernt, zuerst in Spiritus und dann in ein Gemisch von Spiritus und Chromsäure geworfen. Die Netzhaut dieses Auges ist von einer continuirlichen ganz feinen Bindegewebslage überzogen. Schon makroskopisch erkennt man letztere an ihren Gefässen. Vom Glaskörper ist die Netzhaut durch einen rings herum laufenden Lymphspalt getrennt. Nur an der Ora haften beide scheinbar fest aneinander. Doch lässt sich auch hier schliesslich der Glaskörper ohne Continuitätsstörung von der Netzhaut loslösen.

Andere Verhältnisse zeigen zwei Augen, welche einem circa 30 jährigen gesund sehenden Arbeiter entstammen. Sie wurden bei strengster Winterkälte der Leiche 18 Stunden nach dem Tode entnommen, und waren dem Aeussern nach vorzüglich erhalten. Sie lassen eine fast vollständige bindegewebige Verwachsung der Retina und des Glaskörpers erkennen. Nur im Umkreis von 3—4 mm um die Papille herum sind Glaskörper und Retina getrennt und besitzt die Netzhaut in diesem Bezirk eine eigene ganz feine bindegewebige Begrenzung.

Beide Schilderungen des Verhältnisses von corpus vitreum und Retina im menschlichen Auge sind übrigens nur quantitativ verschieden und lassen sich leicht folgendermassen aufeinander zurückführen. An dem Auge des Hingerichteten waren Glaskörper und Retina an der Zonula zwar auch nicht fest bindegewebig verwachsen; doch lagen sie ganz fest aneinander und die geringste Entzündung konnte eine Verwachsung hervorrufen. Diese Verwachsung braucht bloss von vorn nach hinten vorzuschreiten, so ist der an den andern beiden Augen beobachtete Befund gegeben.

Wie lassen sich die Daten am Kaninchenauge auf die Befunde beim Menschen zurückführen? Wir haben bei Ersterem gesehen, dass an der Papille durch Einsprossung der Glaskörpergefässe in die Netzhaut eine feste Vereinigung zu Stande kommt. Beim Menschen muss man eine solche durch Gefässeinsprossung bewirkte Verbindung zwischen corpus vitreum und Retina im

ganzen Augenumfang statuiren, denn bei letzterem besitzt ja der ganze Augenhintergrund Gefässe, während bei Lepus nur der Papillarbezirk vascularisirt ist. Beim Menschen existirt also eine Periode, in der Netzhaut und Glaskörper überall fest verbunden sind. Dann entsteht secundär ein circulärer Spalt im Glaskörper der die äusserste Glaskörperlage ablöst und zur Retina einbezieht. Derselbe liegt nach innen von dem ursprünglichen embryonalen Zwischenraum zwischen Glaskörper und Retina. Er kann sehr wechselnde Dimensionen annehmen. An dem Auge des Hingerichteten hat er sich sehr weit nach vorn erstreckt und selbst die Ora serrata des Glaskörpers mit der Retina ausser Verbindung gebracht. Bei dem Auge des 30 jährigen dagegen ist er auf wenige Millimeter um den Papillarbezirk herum beschränkt geblieben, vorausgesetzt, dass nicht auch hier ursprünglich derselbe Befund wie beim Hingerichteten vorhanden war und sich die Verwachsung etwa erst sekundär herausgebildet hat. Der Zwischenraum zwischen menschlichem Glaskörper und Retina ist also ein ganz anderer, wie der ihm wohl analoge aber nicht homologe Spalt beim Kaninchen.

Der Prozess der Entstehung eines secundären Spaltes im Bindegewebe (und als solches ist ja unstreitig der Glaskörper zu betrachten) ist ein im Organismus sehr verbreiteter; er wiederholt sich in gleicher Weise am Gehirn und führt hier zur Bildung der bleibenden Cerebrospinalhöhle. Das Genauere hierüber findet sich in einem vor kurzem von mir veröffentlichtem kleinen Aufsatze „Zur Histologie des Bindegewebes“ (His u. Braunes Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. II p. 144 u. f.).

Auch der seröse Leberüberzug kommt auf homologe Weise zu Stande. Ursprünglich stellt letzterer die innerste Platte des Peritoneum parietale dar; erst später wird diese Platte durch Lymphspaltenbildung von der inneren Fläche der Bauchwand abgelöst und zur Oberflächenbekleidung der Leber verwendet. Die Haftbänder, durch welche die Leber an die Bauchwand fixirt ist, bezeichnen diejenigen Stellen, an denen der secundäre Abspaltungsprozess nicht Platz gegriffen hat und an denen mithin der Bauchfellüberzug der Leber mit seiner ursprünglichen Entstehungsstätte zeitlebens in Verbindung bleibt. Auf gleiche Weise entstehen endlich die zahllosen Spalten des lockeren interparenchymatösen Bindegewebes, die Gelenkhöhlen, die vordere Augenkammer etc.

Besitzt das menschliche Auge eine Zwischenkittmasse analog derjenigen, welche beim Kaninchen zwischen linea limitans retinae

und linea limitans hyaloidea gelegen ist? Bei Beantwortung dieser Frage muss im Auge behalten werden, dass die linea limitans Retinae des Menschen nicht der gleichnamigen Begrenzungsschicht der Kaninchens, sondern vielmehr der linea limitans hyaloidea dieses Thieres homolog ist: deshalb muss beim Menschen die beregte Kittmasse ebenso wie die Sehnervenfasern nach aussen von der linea limitans Retinae (aber nach innen von den Radialfaserkegeln) gelegen sein. Eine hierauf gerichtete Untersuchung am erwachsenen menschlichen Auge hat fast gar keine Spur von Zwischenkittmasse ergeben, dagegen liess sich dieselbe leicht bei einem Auge eines menschlichen Embryo von 1 cm Körperlänge nachweisen.

c) Beim Meerschweinchen scheint die Verbindung des Glaskörpers mit der Netzhaut ebenso eingerichtet zu sein wie beim Kaninchen. Jedenfalls liess sich eine linea limitans Retinae, aus zusammengeflossenen Radialfaserkegeln bestehend, bei Cavia cobaya leicht demonstriren.

§. 2. Wie verhält sich der Glaskörper zu der Linsenkapsel?

a) Beim Kaninchen sprechen sich Lieberkühn, Arnold und Würzburg (Knapp und Moos Arch. 1876) dahin aus, dass die Linsenkapsel ein Produkt des Bindegewebes ist. Kessler dagegen betrachtet sie als eine Ausscheidung des Epithels. Ich habe mich in Uebereinstimmung mit den erstgenannten Autoren überzeugt, dass die hintere Linsenkapsel durch die elastisch metamorphosirte Begrenzungsschicht des Glaskörpers gegen die bekannte Schicht kugelförmiger Exsudatmassen an der Unterfläche der Linsenfasern gebildet wird, während die vordere Linsenkapsel ursprünglich der Unterfläche der Cornea angehört und von dieser durch die als vordere Augenkammer bekannte Lymphspaltenbildung in ähnlicher Weise abgetrennt wird, wie der seröse Leberüberzug von der Bauchwand. Die erste Anlage der hinteren Linsenkapsel sieht man schon bei einem 3 mm langen Kaninchenembryo als ganz feine dünne Grenzlinie, in der auch einige Endothelial-Zellen gelegen sind und die unstreitig dem Glaskörper angehört. In keinem Stadium in der embryonalen Entwicklung verbindet sie sich mit der Exsudat-Kugelschicht an der Hinterfläche der Linsenfaser. Von dieser ist sie immer fundamental verschieden. Die vordere Linsenkapsel differenzirt sich als eine helle homogene structurlose Haut erst in den späteren Perioden des Embryonallebens. Aber

auch hier wiederum ganz characteristisch aus der bindegewebigen Matrix vor der Linse, aus der nur die membrana pupillaris hervorgeht; keineswegs aus dem vorderen Ende der Linsenfasern. Wenn sie zuerst deutlich wird, besitzt sie gleich schon ihre definitive Helligkeit und Homogenität. Nur ist sie zuerst sehr dünn. Zeitlich concidirt ihre Entstehung ungefähr mit derjenigen der membrana elastica posterior corneae, mit der auch ihre histologischen Characteristica ziemlich übereinstimmen.

Während im Embryo die hintere Linsenkapsel noch unmittelbar mit der Glaskörpersubstanz zusammenhängt, ist sie beim Erwachsenen durch eine Lymphspalte davon geschieden. Es gelingt dadurch leicht sie vollständig abzulösen, wenn man durch ein nach der oben erwähnten Methode behandeltes Auge vermittelst eines scharfen, schweren und ganz platten Rasirmessers unter Spiritus einen platten Meridianschnitt legt, dann die halbirte Linse aus ihrer Kapsel entfernt und unter Spiritus vorsichtig die hintere Linsenkapsel von der Glaskörperoberfläche abzieht. Zwischen hinterer Linsenkapsel und patellärer Glaskörperoberfläche liegt also ein (in Fig. 4 a und Fig. 4 b gezeichneter) postlenticulärer Spalt (Fig. 4 a p l R). Derselbe ist in natura selbstverständlich lange nicht so breit, wie er der Deutlichkeit wegen auf der Zeichnung wiedergegeben worden ist. Auf Fig. 4 a sieht man ihn sich noch seitlich vom Aequator der Linse eine Strecke weit fortsetzen. Manchmal hängt aber auch der seitliche Theil der hinteren Linsenkapsel dicht am Aequator der Linse noch mit dem Glaskörper zusammen und nur in der Umgegend der Augenaxe und eine Strecke seitlich davon existirt ein postlenticularer Raum. Das letzt beregte Verhältniss ist auch auf dem makroskopischen Querschnitt durch Glaskörper und Linsenkapsel Fig. 5 angedeutet. Man sieht hier nach Entfernung der Linse die vordere und die hintere Linsenkapsel c l a und c l p. Letztere ist, so weit es ohne Zerreissung möglich war, von der patellaren Glaskörperfläche (m p) abgelöst. So ist ein postlenticularer Raum p. l. in künstlich stark erweitertem Zustand zur Erscheinung gebracht worden.

Bei Gelegenheit der Besprechung von Fig. 5 soll auf folgenden Punkt aufmerksam gemacht werden. Die meridionale Schnittfläche durch den Glaskörper lässt in ihrer hintern Abtheilung eine dunkel gezeichnete spaltförmige Höhlung x erkennen. Diese Höhlung wurde

öfters bemerkt. Sie ist das Homologon des später zu besprechenden hintern Glaskörperspaltes beim Menschen.

An der vordern Linsenkapsel des erwachsenen Kaninchens finden sich zwei eigenthümliche ringförmige Zeichnungen, Fig. 5 (a und b). Der Ring a zeigt an, wie weit sich die Pupille unter gewöhnlichen Umständen verengert. Der Ring b markirt dagegen, wie weit dieselbe sich in maximo erweitern kann. Zwischen dem Ringe b und dem Linsenäquator im äussersten hintersten Abschnitt der vorderen Linsenkapsel sieht man die Zonulafalten z c durchschimmern; auch färbt sich dieser Theil der Linsenkapsel weniger stark in Carmin.

Wie verhält sich die vordere Linsenkapsel zum Glaskörper und zur Zonula? Durch Lieberkühn (l. c.), Arnold (l. c.), Würzburg (l. c.) und Verf. dieses (Berl. Klin. Wochensch. No. 8. 1876) ist nachgewiesen, dass der foetale Glaskörper nicht blos mit der vorderen Linsenkapsel, sondern auch continuirlich mit dem Iris-Stroma zusammenhängt, indem sich seine äussere Contur in die untere Begrenzungslinie des bindegewebigen Iris-Antheils fortsetzt. Schon beim Neugebornen verliert sich letzterer Zusammenhang in folgender Art und Weise (Fig. D).

Bis zur Geburt ist die vor der Linse gelegene Bindegewebsmasse compact, dann sondert sie sich in einen vorderen gefässführenden und einen hinteren homogenen hellglänzenden Abschnitt. Ersterer kann als membrana pupillaris, letzterer als membrana capsularis oder vordere definitive Linsenkapsel bezeichnet werden. Zwischen beiden entsteht vor der Linsenmitte ein flacher, kleiner, später grösser werdender kreisförmiger lymphatischer Spalt, parallel der Corneawölbung. In Fig. D ist m p die membrana pupillaris, m c die vordere Linsenkapsel. Der zwischen beiden entstandene Spalt h a hat in Fig. D noch nicht seine volle Ausbildung erreicht. Soweit er sich bis jetzt erstreckt, wird er nach Dehiscenz der membrana pupillaris zur vorderen Augenkammer, v a, mit einbezogen werden. Der Spalt, h a, wird sich später noch mehr nach der Seite hin ausdehnen und sich dabei in einen vorderen (o s) und einen hinteren Abschnitt (u s) gabeln. Letzterer gelangt in der in Fig. D linkerseits durch Punkte angedeuteten Richtung unter die Iris-Unterfläche i. Darauf bricht er am Punkte y in den schon ursprünglich zwischen Glaskörper (c o) und Ciliar-Epithel, c e, existirenden Spalt hinein durch. So entsteht einestheils die hintere Augenkammer, anderntheils wird der Zusammenhang zwischen

Glaskörper und bindegewebigem Iris-Stroma gelöst. Zweitens setzt sich der in Rede stehende Spalt auch nach oben oberhalb der Iris-Oberfläche zwischen dieser und der Pupillar-membran fort. Auch diese obere Fortsetzung des Spaltes h a bricht später in die vordere Augenkammer durch. So wird auch hier durch diesen als „Abreissen der Pupillar-Membran" bekannten Vorgang der Zusammenhang der Iris mit den bindegewebigen Befestigungs-Gebilden gelöst. Dann ist die Iris nur noch an ihrer basalen Anheftung befestigt, sie kann also mit ihrem freien Theil leicht jeder Intensitäts-Schwankung des Lichtes folgen.

Durch die eben gegebenen entwicklungsgeschichtlichen Daten wird einiges Licht auf den schon seit langer Zeit schwebenden Streit „über die Begrenzung der membrana pupillaris" geworfen. Die Entdecker derselben, Wachendorf, Haller und Albin geben übereinstimmend an, dass sie sich von der Unterfläche der Iris erhebt. Ihnen schliesst sich Zinn an. Rudolphi, Henle (Bonn 1832) und Reich (Berlin 1833) dagegen sagen, dass sie von der vordern Irisfläche entspringe. Beide Auffassungen sind richtig. Es handelt sich nur um verschiedene Stadien einer und derselben Bildung. Im ersten Stadium, wenn der Spalt (h a) Fig. D erst sehr wenig ausgeprägt ist, und nur vor der Linsenmitte eine membrana pupillaris und eine davon gesonderte membrana capsularis existirt, während rechts und links davon beide Häute noch verschmolzen sind — in diesem Stadium wird man leicht geneigt sein, die Sache so zu schildern, dass die membrana pupillaris von dem Glaskörper unter der Iris-Unterfläche entspringe. Denn zu dieser Zeit ist die Iris histologisch so different von der Pupillarmembran, dass man ohne genaue Kenntniss des embryonalen Sachverhalts — und ein solcher ist ja erst in neuester Zeit durch die Methode der durchsichtigen Schnitte möglich — nicht berechtigt ist, beide auf einander zu beziehen. Haller, Albin, Wachendorf und Zinn haben also in diesem Stadium untersucht. Wenn aber später die Spalte h a sich weiter seitlich ausgedehnt hat und, am Pupillar-Rande angekommen, in einen vorderen Fig. D (o s) und einen hinteren Schenkel Fig. D (u s) zerfallen ist, erhält man deutlich den von Rudolphi, Henle und Reich geschilderten Ursprung der membrana pupillaris von der Vorderfläche der Iris. Diesem Stadium ist offenbar auch die von Joh. Müller, Henle und Reich gegebene Beschreibung einer zarten Verbindungshaut zwischen der vorderen Linsenkapsel und

der membrana pupillaris entnommen, welche mit nach aussen gerichteter Concavität den Pupillarrand umgreift. Diese Henle-Reich'sche membrana capsulo-pupillaris ist in Fig. D rechterseits mit dem Buchstaben v belegt. Sie nimmt sich beim Kaninchen zuerst wie ein centraler verdünnter Anhang des Iris-Stromes aus, mit dem sie ursprünglich continuirlich zusammenhängt. Erst später trennt sie sich von ihm durch eine Spaltenbildung Fig. D, z. Letztere ist von dem Spalt (h a) sowie von dessen beiden Fortsätzen (o s) und (u s) durchaus verschieden. Sie steht senkrecht auf der Richtung der beiden letzteren und ist wie die membrana capsulo-pupillaris selbst konkav um den Pupillarrand gebogen. Die Verbindungshaut v (membr. capsulo pupillaris) anastomosirt einestheils mit der membrana pupillaris, in der Nähe der späteren Trennungsstelle dieser Haut von der Irisoberfläche, andererseits hängt sie mit dem Glaskörper am Punkt (y) zusammen.

Zur Herstellung der hinteren Augenkammer genügt das Abreissen der membrana pupillaris von der vorderen Iris-Oberfläche nicht, sondern es muss in entsprechender Weise auch das Verbindungsstück (v) an dem Vereinigungspunkt (y) der vorderen Linsenkapsel, der Zonula und der Iris-Unterfläche einreissen. Nachdem dies geschehen ist, werden membrana pupill. und Verbindungsstück resorbirt.

Die membrana pupillaris ist offenbar eine Fortsetzung der obersten Lamelle der Iris. Keineswegs ist die ganze bindegewebige Iris an ihr betheiligt. Dass sie von dem tapetum oder von dem Ciliar-Epithel der Retina nicht überzogen sein kann, wie Wachendorf angiebt, geht schon aus der Existenz des Verbindungsstückes (v) (membrana capsulo pupillaris Henle) hervor.

Aus obigen Daten über die Augenentwicklung resultirt, dass beim Kaninchen die Zonula Zinnii einzig und allein ein Produkt des Glaskörpers, ohne Verbindung mit der Netzhaut, sein kann. Am besten überzeugt man sich hiervon an Isolations-Präparaten des corpus vitreum Fig. 5 und Fig. 6. Beide Figuren stellen dieselbe Glaskörperhälfte, Fig. 5 im Durchschnitt von Innen, Fig. 6 in der Ansicht von aussen, von der Retina her gezeichnet, dar. Um gute derartige Präparate zu erhalten, muss man in der oben angegebenen Art den Glaskörper vor der Untersuchung härten und fixiren. Frisch lässt sich die Sache nicht sicher nachweisen, denn unerhärtet breitet sich der Glaskörper sofort nach der Herausnahme

auf der Unterfläche, auf der man ihn untersucht, flach aus und man erhält, selbst wenn man ihn unzerschnitten lässt, nur verzerrte Bilder. Geschweige denn, wenn man ihn halbirt.

In Fig. 6 sieht man wie der Zonulatheil des Glaskörpers bei (z c) plötzlich nach aussen vorspringt und daselbst genau den Ciliarthälern der Retina entsprechende Falten bildet. Unterhalb (z c) Fig. 6 bei (o r) ist noch ein Stückchen der ora serrata retinae erhalten. Dasselbe Verhältniss zeigt auf dem Durchschnitt Fig. 5 bei (z c). Die Zonula lässt sich mithin als eine durch die plötzliche Verdünnung der Retina an der ora bewirkte Verdickung des Glaskörpers definiren. Zonula und Retina sind nach Art zweier Zahnräder, deren Zähne in einander greifen, verbunden. Da nun die Unterfläche der retinalen Ciliarfortsätze bekanntlich einer fortwährenden mit der Akkomodation des Auges verbundenen Gestaltveränderung unterworfen ist, (die Figuren 10, 11 u. 12 stellen dies nach gehärteten Präparaten gezeichnet dar), so muss der Glaskörper die Gestaltveränderungen des Ciliarkörpers passiv mitmachen. Indem er sich immer genau dem wechselnden Spiel der Ciliarfalten anschmiegt, kommt er fortwährend zu einer anderen Gestaltung der Zonula. Fig. 7 zeigt den Zonulafaltenkranz des Glaskörpers von vorne gesehen bei retrahirter Iris schwach vergrössert, Fig. 8 von der Seite und bei mittleren Systemen, Fig. 9 bei Immersion. In Fig. 7 und 8 ist zu beachten 1) dass alle Ciliarfalten gleich breit, gleich hoch und gleich lang sind, 2) dass sie im allgemeinen gestreckt von vorn nach hinten verlaufen, 3) dass die Ciliarthäler ebenso breit sind, wie die Ciliarberge, 4) dass alle Falten mit einem scharfen Rande plötzlich aus der Ebene des Glaskörpers hervortauchen. In Fig. 9 erkennt man, dass jede der bei schwacher Vergrösserung scheinbar gradlinig verlaufenden Ciliarfalten eine s förmige langgestreckte Krümmung macht, so dass man drei Abschnitte an ihr unterscheiden kann, α) einen basalen, b a, da wo sich der Ciliarberg aus der Glaskörpersubstanz erhebt, β) einen lenticularen (l a), da wo er sich an die Linsenkapsel ansetzt und γ) einen intermediären, i a, in der Mitte des Verlaufes. Letzterer ist der allein gebogene. Der basale und der lenticulare Abschnitt dagegen verlaufen gradlinig.

Jeder Vorsprung der Zonulafalten ist an seiner Oberfläche fein gerieft. In Figur 9 ist dies durch die mit (z f) bezeichneten Längslinien anzudeuten versucht worden. Gewöhnlich wird die

Riefung fälschlich als Zonulafaserung beschrieben. Sie ist nur der Abdruck, welchen die ebenfalls gerieften Falten des Ciliarkörpers der Retina auf der weichen Glaskörpersubstanz hervorrufen und welcher beim Erhärten erstarrt. Ausser diesen oberflächlichen Faltelungen der Zonula giebt es aber in der Tiefe ihrer Substanz noch wirkliche Fasern. Diese markiren sich namentlich gut auf Querschnitten Fig. 4 a und Fig. 4 b, entweder als starre, kurz abgesetzte, schräg in dem Glaskörper verlaufende Fäserchen, oder sie sind weit länger, entspringen auf dem Meridianschnitt aus der Spitze der Zonula, durchsetzen letztere in divergenter Richtung mehrfach zackig gefaltet, einem Blitzstrahl ähnlich, um sich an der Basis der Zonula in der Linsenkapsel zu inseriren. Schwalbe hat neuerdings gefunden, dass diese Art von Zonulafaserung elastischer Natur ist. (His und Braune's Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Bd. II.) Man hat bekanntlich die eben erwähnten Fasern öfter auch für muskulös gehalten und sie mit den Akkommodationsbewegungen des Auges in Verbindung zu bringen versucht. Wie es scheint mit Unrecht. Die activen Kräfte für die verschiedenen Gestaltveränderungen der Linse sind (abgesehen von dem intraocularen Druck und der Elasticität der Linse) einzig und allein im Ciliarmuskel zu suchen. Die Zonula selbst ist ein jeder Eigenbewegung unfähiges Ausfüllungsmaterial, das durch den intraocularen Druck gezwungen wird, jeder Gestaltsveränderung des vorderen Augenabschnitts passiv zu folgen. Die Reihenfolge der bei der Akkommodation sich abspielenden Prozesse muss mithin folgende sein 1) durch die Willensenergie wird der Ciliarmuskel zu einer Contraction bewogen, dadurch wird 2) die Gestalt der retinalen Ciliarfalten geändert. In entsprechender Weise machen 3) die Zonulafalten des Glaskörpers diese Veränderung mit, indem sie einen getreuen Abdruck ersterer in allen Akkomodationslagen darstellen, 4) dadurch wird die Glaskörpermasse in sich verschoben und so die Linsenkapsel entspannt oder gespannt, nach vorne oder nach hinten gedrückt, 5) verändert sich auch die halbflüssige Linsenmasse, einerseits nach den ihr von aussen durch die wechselnde Zonulagestaltung beigebrachten Spannungen und Entspannungen ihrer Kapsel, andererseits nach den Gesetzen ihrer eigenen ihr innewohnenden Elasticität.

Was den Ansatz der Zonula an die Linse anbetrifft, so zeigt Fig. 4 a, dass an der vorderen Linsenkapsel noch eine kurze

Strecke weit jenseits des Linsenäquators Zonulasubstanz vorhanden ist. In die hintere Linsenkapsel geht die Zonula verschiedenartig über. Wenn der postlenticulare Raum sich weit seitlich bis über den Linsenäquator erstreckt, so schiebt sich die Zonulasubstanz noch in geringer Menge zwischen hintere Linsenkapsel und postlenticularen Raum hinein und bildet auch auf den seitlichen Partien der hinteren Linsenkapsel (ebenso wie dies auf den Seitentheilen der vorderen Linselkapsel zur Regel gehört) einen dreieckigen Vorsprung Fig. 4 a (X e.) Ist dagegen der postlenticulare Raum seitlich nicht bis zum Aequator ausgebildet, so fehlt der Vorsprung X e.

Von der Glaskörpersubstanz ist die Linsenkapsel immer durch eine scharf ausgesprochene Grenzlinie getrennt. Niemals verlieren sich beide unmerklich in einander.

b) Beim Menschen ist das Verhältniss des Glaskörpers zur Linsenkapsel und zur Zonula ein in mehreren Punkten abweichendes. 1) existirt kein postlenticularer Spalt. Die hintere Linsenkapsel ist vielmehr continuirlich mit der patellaren Glaskörperoberfläche verwachsen. 2) ist die Zonula öfters mit dem oralen Theil der Retina bindegewebig verwachsen (siehe oben pag. 547 und 548). 3) Hört der Zonulatheil des Glaskörpers nicht an der Basalfalte der Iris auf, sondern setzt sich in regelmässigen Zickzackzügen noch eine Strecke weit festonartig auf die Unterfläche der Iris fort. Eine dieses Verhältniss gut illustrirende Abbildung findet sich bereits bei Henle (Handb. der system. Anat.). 4) ist die Glaskörpermasse beim Menschen nicht homogen und überall gleichartig gebaut, sondern durch fester gewebte Scheidewände in einzelne Unterabtheilungen zerfällt. Im Allgemeinen sind diese Septa radiär gestellt, sodass der Glaskörper einige Aehnlichkeit mit dem fächerartigen Bau einer Apfelsine annimmt. In jedem der Fächer ist die Glaskörpersubstanz in Etwas verflüssigt. Mithin existiren im Glaskörper in der Regel soviel kleine discrete Flüssigkeitsansammlungen, als Fächer vorhanden sind. Daraus erklärt sich, dass wenn man einen frischen menschlichen Glaskörper ansticht, derselbe zwar eine geringe Menge Flüssigkeit entleert, aber niemals vollständig ausfliesst. Die Fächer sind um eine centrale solide Axe gestellt, die ihrer Lage nach der früheren Art. centralis corporis vitrei entspricht. Uebrigens ist die eben beschriebene Anordnung nicht mit mathematischer Regelmässigkeit durchgeführt.

Man findet sie vielmehr meistens etwas verdrückt und verschoben. Die einzelnen Scheidewände werden oft halbkugelschaalenförmig umgebogen, ungefähr so, wie es Hannover vom Pferde-Glaskörper abgebildet hat.

Ganz neuerdings habe ich an mehreren menschlichen Augen im Glaskörper dicht vor der papilla nervi optici einen spaltförmigen Hohlraum gefunden, der seiner Lage nach ungefähr dem vom Kaninchen Fig. 5 abgebildeten Raum (x) entspricht. Doch ist er nicht immer so gross, wie er dort gezeichnet wurde. Der hintere Glaskörperspalt des Menschenauges entsteht durch Verflüssigung der ursprünglich compacten Glaskörpersubstanz. Er ist den Augenärzten zum Theil schon seit längerer Zeit durch Untersuchungen am Lebenden bekannt, wurde aber von ihnen für pathologisch, nämlich für die sogenannte hintere Glaskörperablösung erklärt. Ich habe bis jetzt Gelegenheit gehabt vier normale menschliche Augen zu untersuchen. Ausser den drei oben erwähnten Fällen noch einen vierten, wegen eines Hornhauttumors von Herrn Prof. Sattler in Giessen exstirpirten und vorzüglich gut gehärteten Bulbus. In diesen vier Fällen fand sich die erwähnte hintere Glaskörperspalte in wechselnder Mächtigkeit und bot sich Gelegenheit, dieselbe am Auge des Hingerichteten dem Wiener Prosector Herrn Dr. Zuckerkandl und an dem Giessner Auge Herrn Prof. Sattler in dem Momente zu demonstriren, wo die Augen aufgeschnitten wurden. Um die hintere Glaskörperspalte zu sehen, muss vor allen Dingen der Glaskörper selbst erhärtet sein. Gemeiniglich wird das Auge schon untersucht, wenn nur die äussern Augenhäute, Retina, Chorioidea und Sclera den genügenden Grad von Härtung erreicht haben; dann ist aber der Glaskörper noch lange nicht reif. Ich unsersuche in der Regel die Bulbi erst nachdem sie mindestens 1½ Jahr in der Härtungsflüssigkeit gelegen haben und verwende zur Härtung für jedes einzelne Auge ein Gefäss von mehreren Litern Flüssigkeitsinhalt. Die Härtung beginnt zweckmässig in einer einprozentigen Lösung von doppeltchromsaurem Kali und steigt allmählich unter stetem Wechsel der Flüssigkeit bis zu einer kaltgesättigten Solution.

Die hintere Glaskörperspalte kann selbstverständlich nur dann gesehen werden, wenn überhaupt die fächrige Struktur des Glaskörpers zum Ausdruck gekommen ist. Findet man beim Auf-

schneiden, dass der Glaskörper eine homogene gallertartige helldurchsichtige Masse darstellt, so hat man zu früh untersucht.

Die hintere Glaskörperspalte scheint bei Kindern noch nicht zu existiren, sondern erst bei jungen Leuten aufzutreten. Bei alten Leuten, vielleicht auch in pathologischen Fällen, erreicht sie eine so grosse Ausdehnung, dass fast der ganze Glaskörper verflüssigt ist und von ihm nur noch einzelne Reste in Form membranöser schräg von vorn und aussen nach hinten und innen durch das Auge hindurch ziehenden Fetzen vorhanden sind. Der hintere Glaskörperspalt communicirt mit den oben erwähnten vielfachen kleineren lymphatischen Hohlräumen zwischen den einzelnen Scheidewänden des Glaskörpers. Namentlich constant ist eine verhältnissmässig grosse runde Communications-Oeffnung an der Peripherie des hintern Glaskörperspalts.

Die hintere Glaskörperspalte ist offenbar dieselbe Bildung, welche von früheren Autoren vielfach unter dem Namen der Area Martegiani beschrieben worden ist. Man hat letztere in der Regel mit der Arteria centralis hyaloidea in Verbindung zu bringen gesucht, indem man sie entweder als das erweiterte Anfangsstück derselben, oder als deren dilatirte Lymphscheide betrachtete; wie es scheint mit Unrecht. Die Arteria centralis obliterirt vollständig und ist höchstens noch in Resten in derjenigen Bildung nachzuweisen, welche als solide Axe den Glaskörper in grader Linie von vorn nach hinten durchzieht und den einzelnen Fächern desselben zur gemeinsamen Anlage dient (Schwalbe). Die hintere Glaskörperspalte ist dagegen eine Neubildung, die schon ihrer Lage nach total different von der Arteria centralis hyaloidea ist, wozu noch kommt 1) dass keine Beobachtung dafür aufzufinden ist, dass die Arteria centralis hyaloidea sich an ihren Anfangstheilen erweitert, 2) dass zu derjenigen Zeit, wo letztere bei Embryonen mit Leichtigkeit nachzuweisen ist, sich nie Spuren einer Lymphscheide um sie herum entdecken lassen.

Die hintere Glaskörperspalte scheint in pathologischer Beziehung nicht unwichtig zu sein. Schon Morgagni beschreibt eine Augenerkrankung, welche darin besteht, dass sich zwischen Glaskörper und Netzhaut Flüssigkeit angesammelt hat. Diese hintere Glaskörperablösung ist seitdem von Heinrich Müller (gesammelte Schriften. Leipzig 1872 pag. 340 und 371) und namentlich von Iwanoff in ausführlicher Weise bearbeitet worden (Arch. für Ophthalmol. 1869 p. 67). Ganz neuerdings hat

Pagenstecher, Centralblatt 1876, die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt.

Ist die hintere Glaskörperspalte ein normales Vorkommniss im Menschenauge oder muss man sie als etwas pathologisches, gleichsam als den Anfang der unzweifelhaft pathologischen hintern Glaskörperablösung, betrachten? Hierüber müssen erst weitere Untersuchungen normaler Augen Auskunft geben. Eine geringfügige Lymphspalte im hintersten Glaskörperbezirk scheint ein normaler Befund zu sein, denn alle Lehrbücher geben an, dass wenn man den hintern Glaskörperbezirk eines normalen Auges nachsieht, sich ein oder mehrere Tropfen seröser Flüssigkeit entleeren.

Nun lassen sich in Bezug auf das Vorkommen seröser Flüssigkeit vor der Papilla nervi optici offenbar folgende Möglichkeiten untercheiden. Einmal kann sich conform mit Müller's und Iwanoff's Beschreibung Transsudat zwischen Glaskörper und Retina ansammeln; 2) ist offenbar ein Hydrops der oben beschriebenen hinteren Glaskörperspalte möglich. Der Unterschied zwischen beiden Zuständen liegt darin, dass im ersten Falle die Flüssigkeit nach aussen, im zweiten nach innen von der membrana hyaloidea liegt. Es muss offenbar auch noch einen dritten Zustand geben können, wo beide Erscheinungen combinirt sind. Complicationen werden eintreten, wenn im letzteren Falle die membrana limitans hyaloidea dehiszirt und so der erweiterte Zwischenraum zwischen Retina und Glaskörper mit dem ebenfalls dilatirten hinteren Glaskörperspalt communicirt. Oder wenn im zweit erwähnten Falle in Folge übermässiger Ausdehnung der hinteren Glaskörperspalte eine sekundäre Verklebung zwischen membrana hyaloidea und membrana limitans interna Retinae zu Stande kommt.

§ 3. Die Veränderungen der vorderen Augenhälfte bei der Accomodation.

Bisher hat man die Veränderungen des vorderen Augenabschnittes bei der Accomodation nur auf dem Wege der Messung an Lebenden festgestellt; sie anatomisch am Cadaver zu fixiren ist meines Wissens noch nicht versucht worden. Ich habe beim Kaninchen dies ausgeführt und werde im folgenden § die Unterschiede in der Form der Linse, der Ciliarfalten, des Iris-Durchschnittes etc. dieses Thieres schildern, je nachdem man das Auge im Nahpunkt oder im Fernpunkt festgestellt hat. Das Verfahren, das zum Zwecke der Fixirung der einzelnen Augenzustände eingeschlagen wurde, war folgendes: Um Accomodation des Auges

auf die Ferne zu erhalten, wurden die Thiere im Dunklen getödtet und ihre Augen sofort in Müller'sche Flüssigkeit gebracht. Wenn sie genügend gehärtet waren, wurden sie ausgewaschen und in toto alkoholisirt. Dann erst wurde die Untersuchung begonnen, denn jetzt konnte sich nichts mehr verschieben. Um Augen zu erhalten, die auf den Nahepunkt eingestellt waren, wurde durch Injection einer gefärbten transparenten Leimmasse in die vena cava superior eine pralle Füllung der Augenvenen und damit eine Pupillarverengerung erzielt.

a. Veränderungen der Linse bei der Accomodation.

Von den je nach dem Zustande der Accomodation sehr wechselnden Formen der Linse erhält man das anschaulichste Bild auf dem Querschnitt, wie einen solchen Fig. 4 a bei erweiterter, Fig. 4 b bei verengerter Pupille giebt. Der auffallendste Unterschied ist folgender: Bei verengerter Pupille (Fig. 4 b) springt die hintere Linsenkapsel unmittelbar nach hinten und innen vom Linsen-Aequator schwach convex gegen den Linsenmittelpunkt vor und bewirkt so eine Einbiegung der Linsensubstanz nach innen. Die hintere Linsenkapsel ist somit auf jeder Seitenhälfte schwach s-förmig gekrümmt. Bei erweiterter Pupille (Fig. 4 a) ist sie dagegen einfach convex und geht jede Seitenhälfte derselben ohne Einbiegung von vorn nach hinten. Die Oberfläche der Linse zeigt bei verengerter Pupille einen deutlichen Abdruck der Zonulafaltung, so dass sie, von ihrer Kapsel befreit, von oben gesehen das Bild zahlreicher Rand-Kerben darbietet (Fig. 16). Bei erweiterter Pupille sind die Abdrücke der Zonulafalten lange nicht so deutlich. Ein Vergleich der Fig. 4 b mit der Fig. 4 a erklärt dies leicht. Im ersteren Fall Fig. 4 b schiebt sich nämlich der Randtheil der Linse nach unten unter die basale Ciliarfalte (b f) und wird von letzterer etwas eingedrückt. Bei erweiterter Pupille dagegen sind die Ciliarfalten gleichsam über den äusseren Rand der Linse zurückgestülpt (Fig. 4 a).

b. Uebergangsstelle der Retina in das Tapetum.

Wenn man, die ora serrata überschreitend, an der Unterfläche der Ciliarfalten nach vorne geht, so verwandelt sich die gesammte Retina bekanntlich in eine einschichtige Lage von Cylinderzellen mit einfachem Kern. Eine linea limitans interna retina ist von nun an selbst nicht mehr in dem vorhin erwähnten Sinne vorhanden. Nach vorne gehen die einschichtigen Epithelzellen der Retina, allmählich immer niedriger werdend, in das Pigment an der Iris-Unterfläche über. Es treten vielfach in ihnen dunkle Pig-

mentkörnchen auf. Wenn dies eingetreten ist, so gleichen sie denjenigen Elementen, welche überall im Umfange der Netzhaut die Hinterwand der sekundären Augenblase (das sogenannte Tapetum) bilden.

Wo fangen in der einschichtigen Fortsetzung der Retina die Zellen am erwachsenen Thier an, Pigment zu führen? In dieser Beziehung scheint nicht in allen Augen ein gleiches Verhältniss obzuwalten. Während meistens die retinalen Ora-Elemente bis zur Iris-Wurzel hin unpigmentirt bleiben oder doch nur sehr spärlich Pigmentkörnchen aufnehmen, zeigten an manchen Präparaten schon die auf den oberen Abtheilungen des Ciliarkörpers gelegenen einschichtigen Retina-Epithelien Pigmentirung. Wo letzteres eingetreten ist, müssen immer 2 Pigmentzellen über einander gelegen sein, von denen die untere von der pigmentirten Fortsetzung der Retina-Elemente herrührt, während die obere das im ganzen Augenhintergrund vorhandene Tapetum (oder was dasselbe sagen will, die Hinterwand der secundären Augenblase) darstellt. Dabei macht sich folgender, in Fig. 4 (a u. b) wiedergegebener Unterschied bemerklich. Die der Fortsetzung der Retina entsprechende untere Pigment-Zellenlage der Iris besteht aus weit höheren Elementen als die obere Lage (Fortsetzung des Tapetum). Erstere haben Würfelform und besitzen einen grossen hellen kugelrunden Kern, dessen zahlreiche Kernkörperchen ebenfalls aus Pigmentmolekülen bestehen. Das ganze Zellprotoplasma ist erfüllt von dunklen Körnchen. Die Zellterritorien sind nur nach den regelmässig neben einander stehenden hellen Kernen zu bestimmen, während der Raum zwischen den Kernen durch eine schwarze Pigmentmasse in Anspruch genommen wird, in der die Grenzen der an einander stossenden Zellen nicht mehr nachgewiesen werden können. Die Elemente der oberen tapetalen Pigmentlage dagegen haben einen kleinen mehr ovalen Kern und stellen ganz niedrige platte dominosteinartige Gebilde dar. Die beiden Pigmentzellenlagen gehen am Papillarrand der Iris (Fig. 4 a und Fig. 4 b) ineinander über.

Dabei wechselt die Uebergangsstelle ihre Lage zu dem unterliegenden Iris-Bindegewebe je nach dem Accomodationszustand. Bei erweiterter Pupille (Fig. 4 a) ragt das Iris-Stroma noch ein wenig nach innen gegen die Augenachse hin über das Pigment vor. Bei verengerter Pupille (Fig. 4 b) aber umgreift umgekehrt das Pigment das Iris-Stroma. Damit stimmt die bekannte Erfahrung überein, dass bei dunkeläugigen Menschen bei Erweiterung

der Pupille der innere Pigmentsaum zuerst schwindet. Die Verschiebung des Pigmentrandes gegen das Iris-Stroma hat darin ihren Grund, dass der das Pigment tragende (selbst unpigmentirte) untere Theil der Iris mit der oberen pigmentirten Hälfte der Regenbogenhaut nicht straff, sondern nur durch lockeres lamelläres Bindegewebe verbunden ist und deshalb sammt dem Pigment leicht gegen die obere Iris-Hälfte verschoben werden kann.

Ueber die Frage, an welcher Stelle die Retina in das Tapetum übergehe, sind bis jetzt zwei Meinungen geäussert worden. Während Kessler aus seinen Untersuchungen am Vogelauge den allerdings nur hypothetischen Schluss zieht, dass auch beim erwachsenen Säugethier und beim Menschen die Umschlagstelle der Retina in das Tapetum am Pupillarrand gelegen sein müsse, konnte Lieberkühn diese Hypothese durch thatsächliche Untersuchung nicht begründen. Nach meinen Untersuchungen treffen Kessler's Vermuthungen für junge Kaninchen (ich habe 2 Monat alte Thiere hierauf untersucht) zu. Bei diesen findet man auf allen Schnitten, an allen Punkten der Ciliarfalten eine doppelte Zellenlage. Die untere — die Fortsetzung der Retinaelemente — wird dabei ausserordentlich blass und niedrig, schliesslich fast unmessbar dünn, so dass die an der ora cubischen Epithelien dicht an der Iris auf Pflasterzellen reducirt sind. Häufig nehmen letztere einen bräunlichen Schimmer wie von diffusem Pigment an. An der Iris angekommen wächst dann diese untere Zelllage ganz plötzlich und formt die grosse untere Pigmentwürfellage der Regenbogenhaut. Bei alten Thieren dagegen gelingt es nicht, auf allen Ciliarfalten eine doppelte Zellenlage nachzuweisen. Ist aber trotzdem der Umschlagsrand der Retina in das Tapetum vom Pupillarrand weggerückt? Nein. Denn, obgleich an manchen Ciliarfalten nur eine Zellenlage vorhanden ist, findet man an der Iris-Unterfläche doch immer eine zweifache Pigmentlage mit den oben erwähnten Characteren. Entweder ist also durch das excessive Wachsthum der Ciliarfalten nach der Geburt und durch die fortwährende Bewegung und Reibung derselben an ihrer Unterlage die untere Zellenschicht stellenweise atrophirt — so zu sagen gleichsam abgeschliffen — oder die Sache liegt folgendermassen: Die erste Anlage des Corpus ciliare besteht makroskopisch bei 3 cm langen Kaninchen-Embryonen (Fig. E und F. Horizontalschnitt durch das linke Auge) in einer im Durchschnitt S-förmigen Faltung (c c) der Retina und des Tapetum (Ciliarfalte Würzburg), an der man einen vorderen

(v S) und einen hinteren Schenkel (h S) unterscheiden kann. Letzterer geht unter nochmaliger Veränderung seiner Richtung an dem der späteren ora serrata entsprechenden Punkte o s in die Retina über. Das Corpus ciliare (c c) Fig. E und F ist nicht überall gleichmässig stark ausgebildet, es zeigt schon in Fig. E einige stärker ausgebildete Wülste w, als erste Andeutung späterer Ciliarberge, während die zwischen den Wülsten gelegenen Einkerbungen (t) den späteren Ciliarthälern entsprechen. Aus dem hinteren Schenkel (h S) der Ciliarkörper-Anlage (c c) wird der unterste, verhältnissmässig einfache Theil der Ciliarfältelung. Derselbe soll fortan mit dem Namen der Basalfalte besonders ausgezeichnet werden (b f Fig. 4 a, Fig. 4 b, Fig. D). Der vordere Schenkel (v S) dagegen erleidet durch das nach vorn und innen gerichtete papillenartige Einwachsen des ciliaren Bindegewebes und des musculus ciliaris die mannigfaltigsten Veränderungen; aus der ursprünglich einfachen Lamelle gehen 3—4 zierliche lange Nebenfalten (die spätere Hauptmasse des Ciliarkörpers) hervor. Auf der Basalfalte kann das embryonale Verhältniss von Retina und Tapetum in Folge der geringeren Veränderungen dieses Theiles durch das ganze Leben hindurch bestehen bleiben. Auf dem Complex der Nebenfalten dagegen werden die beiden embryonalen Epithelzellen-Lagen schliesslich gezwungen, ein unverhältnissmässig grosses Terrain zu überkleiden. Sie ziehen sich dabei in ähnlicher Weise zu einer einfachen Zellschicht aus, wie sich z. B. die ganze Gehirnwand an den Zotten der Plexus chorioidei wegen der zu starken Flächenvermehrung auf ein einziges Zell-Stratum reduzirt. (Reichert, v. Mihalcovicz.) Diese Reduction der retinalen Epithelien hört natürlich am Ciliarkörper da auf, wo das übermässige Wachsthum der bindegewebigen Grundlage seine Grenzen erreicht, also einerseits an der Basalfalte, andererseits an der Iriswurzel.

c. Durchschnitt durch ein Ciliarthal und einen Ciliarberg.

Auch an den Ciliarthälern (linke Seite der Fig. D) geht die Retina nicht einfach glatt weiter, sondern auch hier findet sich eine Falte dem Ciliarkörper entsprechend. Und zwar ist dies die Basalfalte (b f), sie ist an den Ciliarthälern allein vorhanden, während auf dem Durchschnitt der Ciliarberge (rechte Seite der Fig. D) ausserdem noch mehrere Nebenfalten (n f) getroffen sind.

d. Anatomie der Chorioidea.

Es müsste jetzt eigentlich die Schilderung der verschiedenen

Iris-Zustände bei dem Accomodationswechsel folgen. Da dieselben aber wesentlich durch den Bau der Iris bedingt sind und dieser wiederum nicht gut ohne Kenntniss der Chorioidea verstanden werden kann, so soll hier zuvörderst über die histologische Struktur der Chorioidea gehandelt werden.

α. Grenzen der Chorioidea.

Bekanntlich besitzt die Chorioidea eine Grenzschicht gegen das Tapetum, die den Namen „Bruch'sche elastische Lamelle" führt. Dieselbe ist beim Kaninchen nur schwach ausgebildet. Die tapetalen Pigmentzellen sind von ihr leicht zu trennen und hängen mit ihr ebensowenig zusammen, wie die Radialfaserenden mit der Linea hyaloidea. Zwischen den Tapetumelementen einerseits und der Bruch'schen elastischen Membran, andererseits bleibt ein spaltförmiger Raum übrig. Dieser „supratapetale" Raum erstreckt sich nach vorn ein klein wenig weiter als der Rest der primären Augenblasenhöhle. Während letztere in Fig 4a an der ora serrata bei den Buchstaben p A H aufhört, endigt ersterer bei den Buchstaben s t R. Von da an sind die retinalen Ciliar-Epithelien mit den Tapetumelementen und diese wiederum mit der Chorioidea fest verbunden. Nach oben wird die Chorioidea durch den Suprachorioideal-Raum begrenzt, derselbe endigt noch etwas weiter nach vorn (Fig. 4a bei s c R) ebenfalls blind in der Gegend der Iris-Wurzel.

β. Schichten der Chorioidea.

Auf dem Querschnitt zerfällt die Kaninchen-Chorioidea, Fig. 4a, Fig. 4b und Fig. 13, in folgende 4 Schichten — von aussen nach innen gerechnet. Der äusserste Bezirk (Fig. 13, 1) ist stark pigmentirt und enthält die Ansatzlinien der Lamellen der lamina fusca. Letztere besteht aus meist stark pigmentirten Zellplatten endothelialer Natur mit hellen Kernen. Sie sind nicht continuirlich, sondern werden von zahlreichen, runden, wie mit einem Locheisen ausgeschlagenen Lücken durchbrochen, ähnlich den grossen als stomata bekannten Löchern seröser Häute; doch konnte eine regelmässige Anordnung der Zellen und ihrer Kerne um diese Lücken herum an den Lamellen der fusca nicht nachgewiesen werden. In den Membranen verlaufen manchmal verstärkende Fibrillenzüge. Die Kerne der unpigmentirten Endothelien sind durchgehend doppelt so gross, als die der pigmentirten.

Dicht an der Chorioidea verdichten sich die Suprachorioidal-

Lamellen zu einer einzigen zusammenhängenden Pigmentmembran — dem ersten Stratum der Chorioidea — das Stratum pigmentosum heissen möge.

In dem zweiten Bezirke der Chorioidea (Fig. 13, 2) fallen auf Querschnitten (Fig. 4a, 4b Fig. 13) grosse viereckige regelmässig gestellte Lücken — die Durchschnitte durch die Venen — auf. Zwischen je 2 Lücken bleibt ein Balken festen Parenchyms übrig. In demselben liegen die Arterien, die durch ihre Muskularis sofort hervorleuchten. Meistens liegt zwischen je 2 Venen nur eine Arterie, doch kommen auch Balken mit 2 Arterien vor, welche letztere dann immer so angeordnet sind, dass sie nebeneinander, niemals über einander liegen.

Auf das Stratum vasculosum folgt: 3) eine nur an dunklen Augen leicht erkennbare Grenzlage (Fig 13, 3). Dieselbe ist an der Chorioidea selbst wenig entwickelt, muss aber, weil sie bei der Bildung der Iris eine grosse Rolle spielt, als eigenes Stratum beschrieben werden. Sie mag die „intervasculäre Zone“ heissen, weil sie zwischen der Schicht der grossen Gefässe nach aussen und der der Capillaren nach innen eingeschoben ist. Endlich noch mehr nach innen liegt 4) in einer zusammenhängenden dünnen Lage unpigmentirter Chorioidea-Zellen die Chorio-Capillarschicht (Fig. 13, 4) mit der beim Kaninchen sehr dünnen Bruch'schen elastischen Linie (Fig. 13, 5) als innere Begrenzung. Diese 4te Schicht ist auf Durchschnitten durch die Chorioidea leicht an dem Mangel jedes Pigments zu erkennen.

Was zuerst das Stratum pigmentosum anbetrifft, so ist dasselbe die verdichtete Fortsetzung der Lamellen der lamina fusca. An der Unterfläche der sclera befindet sich ebenfalls ein solches dichter gewebtes Stratum pigmentirter Fuscalamellen (Fig. 4a, Fig. 4b), so dass man einen scleralen und einen chorioidealen Antheil der Lamina fusca unterscheiden kann, welche beide durch eine intermediaire mehr locker gewebte Zone zusammengehalten werden.

In der 2. Schicht der Chorioidea — dem stratum vasculosum — entbehren die deutlich ausgesprochenen Endothellagen an den Innenflächen der Venen und der Arterien jedes Pigments. Sie treten desshalb an Tinktionspräparaten als rother kernführender Saum scharf aus der schwarzen Umgebung hervor. Fig. 15 giebt eine Flächenansicht des Stratum vasculosum vom Kaninchen von der scleralen Fläche her gesehen. Die Venen präsentiren sich als helle Züge. Zwischen ihnen in den dickeren Parenchymbalken verlaufen

die Arterien. Letztere sind an ihren dickeren Wandungen erkennbar. An zwei Stellen in Fig. 15 ist noch ein Rest der pigmentirten Endothel-Lamellen der Lamina fusca et suprachorioidea erhalten.

An allen Kaninchenaugen wird die Pigmentirung der Chorioidea um so schwächer, je mehr man sich der Retina nähert. An den meisten Augen hört dieselbe schon in der Höhe der Gefässschicht auf. An tief dunklen Augen (bei ganz schwarzen Kaninchen) jedoch reicht die Pigmentirung noch bis etwas nach innen von der Schicht der grossen Gefässe, indem einzelne unzusammenhängende Bindegewebselemente des Stratum intervasculare noch Pigment aufnehmen. Auf diese unzusammenhängende Pigmentlage des Stratum intervasculosum muss die Aufmerksamkeit desshalb besonders hingelenkt werden. weil dieselbe ein Mittel bietet, die Art und Weise, in welcher sich die Chorioidea theils auf die Cornea, theils auf die Iris fortsetzt, zu erkennen. Hierüber wird später gehandelt werden. Was endlich das Stratum choriocapillare anbetrifft, so giebt Fig. 14 ein Abbild der Gefässverzweigung desselben. Zierlich verzweigte Haargefässe lassen netzartig angeordnet, länglich viereckige, ungleich grosse, in verschiedenen Ebenen theilweis übereinander gelegene Parenchym-Inseln zwischen sich, indem von einem etwas grösseren aber ebenfalls nur mit einfacher Endothelwand versehenen Capillar-Stamme aus dicho- und trichotomische Verzweigungen abgehn, die sich durch gleich calibrirte Aeste quer verbinden.

Die Chorioidea geht nach vorne folgendermassen in Iris und Cornea über (Fig. 13). Die beiden äussersten Schichten — die lamina pigmentosa (Fig. 13, 1) und die Schicht der grösseren Gefässe Fig. 13, 2 — treten an die Unterwand des canalis Schlemmii, wo sie ihr Ende finden, indem sie mit zur Bildung eines wenn auch sehr kleinen Corneatheils verwendet werden. Das stratum intervasculare (Fig. 13, 3) und die Chorio-capillaris (Fig. 13, 4) dagegen setzen sich einzig und allein in die Iris fort. Die Iris entspricht also nur der unteren Hälfte der Chorioidea wie sich leicht eruiren lässt, wenn man an ganz schwarzen Augen das Stratum intervasculare Fig. 13, 3 verfolgt. Man sieht dann an der Iriswurzel diese Lage in einem nach innen und unten convexen Bogen auf den Vorderrand der Iris übergehen (Fig. 13). Alles was in der Chorioidea nach Aussen von dem Stratum intervasculare gelegen ist, ist damit von jeder Betheiligung an dem Aufbau des Iris-Stromas ausgeschlossen.

δ. Zu dem chorioidealen Bestandtheil der Iris, treten noch drei weitere je aus einer Lage bestehende Zellstraten hinzu. Davon stammt die eine von der Unterfläche der Cornea her und ist bindegewebiger Natur. Es ist dies das Endothel der Descemeti. Dasselbe setzt sich auf der Iris-Oberfläche als einfache Schicht bis zum Pupillarrand fort und hört daselbst beim Kaninchen blind auf (Waldeyer, Artikel Cornea in Graefe u. Saemisch Handb.). Die beiden andern zur Iris noch hinzukommenden Lagen sind epithelialer Abkunft und stammen von der primären Augenblase. Es sind dies die beiden oben schon behandelten Pigmentzellenschichten an der Unterfläche der Iris. Letztere ist somit aus folgenden Lagen, von vorn nach hinten fortschreitend, zusammengesetzt.

I. Bindegewebiger Antheil der Iris.

a) Endothelschicht; umgeschlagene Fortsetzung der Endothelzellenlage der Membrana Descemeti.

b) Fortsetzung der Intervasculär-Schicht der Chorioidea.

c) und d) Fortsetzung der Choriocapillaris und Andeutung der Bruch'schen elastischen Grenzlinie.

II. Epithelialer Antheil der Iris.

e) Obere Lage kleiner Pigmentzellen, Fortsetzung des Tapetum.

f) Untere Lage grosser Pigmentzellen, Fortsetzung der Retina.

---

e. In welcher Weise erfolgt der Uebergang der Chorioidea-Schichten auf die Cornea einerseits und auf die Iris andererseits?

Die Sclera schwillt beim Kaninchen dicht vor dem Schlemm'schen Kanal kolbenförmig an und vereinigt sich im spitzen Winkel mit der Chorioidea. Dabei verschwinden die Pigmentlamellen der lamina fusca aus der Organisation und nur ein kleiner Fortsatz derselben bleibt noch eine kurze Strecke weit erhalten. Die grossen Chorioideal-Venen und Arterien des Stratum vasculosum biegen ebenfalls schräg nach innen und oben ab und erreichen ihr Ende etwas vor dem Schlemm'schen Kanal. An ihrer Aussenseite liegt ein straffer Faserzug [Fig. 4 A A Z)], der Längsschnitt des Ansatzringes der Chorioidea an die Sclera. Bevor die Gefässe des Stratum vasculosum am Canalis Schlemmii ihr Ende erreichen, verbinden sie sich durch einen unterhalb des Ciliar-Muskels verlaufenden Längsast (Fig. 13, 8) mit den Venen im Iris-Winkel. Zwischen den schräg nach innen und oben zum Schlemm'schen Kanal abbiegen-

den grossen Gefässen (Fig. 13, 2) und dem nach unten und innen in sanfter Biegung auf die Iris übergehenden Stratum intervasculare (Fig. 13, 3) bleibt ein ungefähr dreieckiger Raum. Die laterale Partie desselben wird von den — bei dem Kaninchen allein vorhandenen — Meridional-Fasern des Ciliar-Muskels (Fig. 13 m c), die mediale dagegen von dem Ligamentum iridis pectinatum (Fig. 13 l i p) eingenommen. Nach vorn und innen wird der Iris-Winkel durch das sich auf die Oberfläche der Iris umschlagende Endothel der membrana Descemeti abgeschlossen, während die Lamina elastica posterior der Cornea etwas nach aussen vom Schlemm'schen Kanal sich rasch zuspitzend aufhört. Was den Uebergang der beiden unteren Chorioideal-Schichten auf die Iris anbetrifft, so biegt das Choriocapillar-Stratum zuerst nach unten in den Ciliarkörper ein. Das Stroma des Letzteren wird allein von ihm ohne Betheiligung des Stratum intervasculosum chorioideae gebildet. Da das Stratum choriocapillare stets pigmentlos ist, so ist auch der Ciliarkörper, soweit er bindegewebig ist, unpigmentirt oder höchstens an seiner Wurzel mit einigen spärlichen Pigmentzellen versehen. Im ferneren Verlauf bildet die Choriocapillar-Schicht die untere natürlich ebenfalls unpigmentirte Hälfte des Iris-Stromas. Das schon ursprünglich pigmenthaltige Stratum intervasculosum dagegen formirt in seiner Fortsetzung die ganze obere Iris-Schicht, soweit sie Pigment führt. Zuerst schwillt dasselbe an der Iris-Wurzel zu einigen spitz nach vorn vorspringenden Papillen, den sogenannten Iriszähnen an (Fig. 4 a), dann verbreitet es sich gleichmässig über die ganze Irisoberfläche. An der retrahirten Iris (Fig. 4 a) sind beide Lagen, die pigmenthaltige und die pigmentlose, ungefähr gleich dick. An der ausgedehnten überwiegt dagegen das Pigmentstratum (Fig. 4 b). Es geht also die Retraction der Iris mit einer Verdickung des untern pigmentlosen Theiles Hand in Hand, d. h. die Iris verkürzt sich nicht gradlinig, sondern in einem Bogen mit unterer Concavität. An der Grenze zwischen dem unpigmentirten untern und dem pigmentirten obern Theil der Iris liegen (Fig. 4 a) einige grosse Gefässe; diese gehören noch zu dem pigmentirten oberen Theil, da ihre Adventitia ebenfalls Pigmentzellen führt. Die Media und die Intima der Irisgefässe führen nie Pigment. Die Stärke der einzelnen Iris-Lagen ist beim Kaninchen eine etwas wechselnde. An ganz schwarzen Kaninchen ist die obere pigmentirte Hälfte auf Kosten der un-

pigmentirten unteren stärker ausgebildet und sendet vereinzelte fortsatzlose Pigmentzellen auch in letztere hinein. Diese finden sich dann aber nur um und zwischen den Bündeln des musc. dilatator Pupillae. Die Trennung der Iris in einen pigmentirten oberen und einen unpigmentirten unteren Abschnitt ist beim Kaninchen immer in einer scharfen, bei verengerter Pupille ganz geraden Linie ausgesprochen, und lassen sich die beiden Iris-Hälften nach dieser Grenzlinie mit Nadeln leicht von einander trennen.

Die Pigmentzellen der oberen Hälfte in der Nähe der erwähnten Grenzlinie besitzen Ausläufer, welche parallel letzterer verlaufen und so die Pigmentlage gradlinig gegen die untere unpigmentirte Iris-Lage abschliessen. Fig. 17 zeigt einige solche Pigmentzellen bei starker Vergrösserung. Dieselben haben im Allgemeinen eine grosse Aehnlichkeit mit Knochenkörperchen. Von dem hellen mit mehreren pigmentirten Kernkörperchen versehenen Kern gehen spinnenartig lange, sich häufig verzweigende, mit einander anastomosirende Fortsätze aus. Jeder Fortsatz besteht aus einem homogenen Protoplasmafaden, in welchem zahlreiche Pigmentkörnchen in regelmässigen Abständen eines hinter dem anderen eingelagert sind. Die Pigmentzellen liegen an vielen Punkten der Iris in der Adventitia sehr kleiner Arterien. Ihre Ausläufer stehen senkrecht auf der Längsaxe letzterer, verlaufen also parallel mit der Quermuskulatur. Ausserdem senden sie auch schräge Verbindungsäste einander zu.

Bei der Contraction der Papille retrahiren sich die Ausläufer der Pigmentzellen und häuft sich das Pigment um den Kern herum an. Sowie sich dagegen die Iris retrahirt, werden die Pigmentmoleküle wieder aus dem Zellkörper herausgetrieben. Man kann entsprechend diesem Vorgang bei brünetten Menschen beobachten, dass deren Regenbogenhäute bei erweiterter Pupille fast schwarz, bei verengerter dagegen braun erscheinen.

Da die Iris eine theilweise Fortsetzung der Chorioideaschichten ist, so schlage ich, um beide Häute unter einem Gesichtspunkte zu vereinigen, f. folgende gemeinsame Eintheilung der Chorioidea und Iris vor.

I. Bindegewebs-Antheil der Chorioidea und der Iris.	A. Lamina suprachorioidea und grosse Gefässschicht zusammengenommen. Diese Theile gehören nur der Chorioidea an. Sie sind in der Iris nicht vertreten. Sie hören an dem untern inneren Winkel des Schlemm'schen Kanales auf.
	B. Stratum intervasculare chorioideae bildet den pigmentirten oberen Theil der Iris, betheiligt sich aber nicht an der Bildung des corpus ciliare.
	C. Choriocapillaris + Bruchscher elastische Grenzlinie bildet das corpus ciliare und den untern pigmentlosen Theil der Iris.
	D. Endothel der Iris stammt von der membrana Descemeti. Es hört am Pupillarrand auf und hat keinen Antheil an der Bildung der Chorioidea.
II. Epithelialer Antheil der Chorioidea und der Iris.	E. und F. doppelte Zellenlage des Tapetum und der Retina.

g. Die Gestaltveränderungen der Iris und des Ciliarkörpers bei der Accomodation.

Welche Gestaltveränderungen spielen sich auf der Unterfläche der Iris und des Ciliarkörpers beim Accomodationswechsel ab? Fig. 11 giebt eine Ansicht beider Gebilde, vom Glaskörper aus gesehen, bei erweiterter Pupille. Dicht am Pupillarrand (p r) liegt eine breite faltenlose Randzone (z). Erst nach aussen von dieser beginnen die Faltungen mit einem radiär zur Pupillarebene gerichteten schmalen linearen Vorsprung (v), darauf legt sich die Irisunterfläche in der Gegend des circulus arteriosus iridis major in zwei kleine in der Längsrichtung lineär hintereinander gelegene, also ebenfalls radiär zur Pupillarebene gerichtete Fältchen (x). Noch mehr nach aussen springt sie schliesslich in Form einer einzigen starken Grundfalte (y) hervor. Letztere erstreckt sich zuerst steil aufsteigend, dann im sanften ununterbrochenen Bogen und mit gleichbleibender Höhe von der Iris-Mitte bis zum hinteren Ende des Ciliarkörpers, wo sie schräg abfallend aufhört. Zwischen jeder Grundfalte y liegt eine kleine Nebenfalte y', die (wie aus

der rechten Seite der Figur ersichtlich ist) nach vorne nur bis zu dem Arterien-Kreis x reicht; sie entspricht je einem Ciliarthal.

Ein ganz anderes Bild bietet die Unterfläche der Iris und des Ciliarkörpers im Zustande der Pupillarverengerung Fig. 10. Die platte Randzone nahe am Papillarrand z ist bedeutend schmäler. An ihrem innern freien Rande (p r) springt der Sphincter pupillae in Folge seiner Contraction ringförmig hervor. Die Faltung der Iris-Unterfläche beginnt mit einem Kranze niedriger schmaler und langer Falten. Die meisten derselben (v′) hören kurz vor dem circulus arteriosus iridis major auf, einige grössere aber, in regelmässigen Abständen neben einander gestellt (v), ordnen sich in der Gegend des grossen Schlagaderkreises durch halbkreisförmige Einbuchtung zu einer Gruppe dachziegelförmig auf einander liegender starker Knickungen (x) zusammen. Diese setzen sich nach hinten in grader Richtung als sogenannte Grundfalten (y) bis zur Iris-Wurzel fort. Hier enden bei verengerter Pupille sämmtliche Irisfalten in einer scharf ausgeprägten Linie e. Von nun an beginnen in regelmässiger Abwechslung die weit breiteren flach gewölbten Ciliarberge und Ciliarthäler (a). Dieselben endigen andererseits an der ora serrata (o). Zwischen den grossen Grundfalten (y) des äusseren Bezirkes der Iris-Unterfläche liegen immer noch kleine Nebenfalten (y′).

Einen mittleren Grad der Pupillar-Contraction — den gewöhnlichen Zustand des Auges bei mittlerer Lichtintensität — repräsentirt Fig. 12. Man sieht am Pupillarrande die platte Randzone (z) sehr ausgebildet, sie zeigt einige Anfänge der Faltenbildung v und x, entsprechend den mit dem gleichen Buchstaben in Fig. 10 und 11 belegten, dort weit ausgeprägteren Bildungen. In einer scharfen Linie beginnen am grossen Schlagaderkreis (Fig. 12) die eigentlichen Grundfalten (y), sie erstrecken sich nach aussen über die Iriswurzel, wo sie am stärksten ausgeprägt sind, bis zum hinteren Ende des Ciliarkörpers. Kurz vor der ora serrata (o) hören sie auf, so dass dicht vor dieser Linie noch eine kleine Zone faltenfrei bleibt. Den Ciliarthälern entsprechen in Fig. 12 kleinere Neben-Grundfalten (y′).

Die mittlere Pupille (Fig. 12) unterscheidet sich von der erweiterten Fig. 11 dadurch, dass bei ersterer die Grundfalten (g) nicht in einer einzigen Richtung mit ihrem Gipfel gerade von innen nach aussen verlaufen, sondern in ihrem innern Abschnitt

auf der Strecke von a—b ähnlich dem Kragen-Aufschlag eines Rockes gegen die Nachbarfalte umgelegt sind. Doch ist unverkennbar, dass die mittlere Pupille (Fig. 12) in ihrem ganzen Habitus weit mehr der erweiterten (Fig. 11) als der verengerten (Fig. 10) entspricht.

In den geschilderten Accomodationszuständen (Fig. 10, 11, 12 findet sich übereinstimmend die Unterfläche der Iris in folgende vier Bezirke, von innen nach aussen gehend, getheilt: 1) in die faltenfreie Randzone z, dicht am Pupillarrande; 2) in die Vorfaltenzone v; 3) in die Kreisfaltenzone x — dem grossen Arterienkreis entsprechend —; 4) in die Grundfaltenzone y.

Was zuerst die faltenfreie Randzone anbetrifft, so ist dieselbe scheinbar am stärksten bei der mittleren Pupillarweite Fig. 12 ausgebildet. Eine genauere Betrachtung zeigt aber, dass in der Zone (y) (Fig. 12) auch die Vorfalten- und die Kreisfaltenzone enthalten sind. Denkt man sich diese abgezogen, so würde die glatte Randzone (z) in Fig. 12 nicht breiter sein als in Fig. 11. Vorfalten (v) und Kreisfalten (x) sind nur bei verengerter Pupille gut ausgebildet; erstere besitzen dann sogar noch Nebenvorfalten (v'), die sich bei erweiterter Pupille (Fig. 11) kaum andeutungsweise zeigen. Ein zweiter hauptsächlicher Unterschied zwischen erweiterter und verengerter Pupille besteht darin, dass bei letzterer die Grundfalte y in einen inneren (Iris-) und einen äusseren (Ciliar-)Bezirk zerfallen ist, welche beide durch die der Iris-Wurzel entsprechende Linie c getrennt werden, während bei erweiterter Pupille Ciliarkörper und Iris in einer einzigen sanften Biegung in einander übergehen.

Wie sind die Durchschnittszeichnungen Fig. 4 a und 4 b auf die Flächenbilder Fig. 10 und 11 zurückzuführen? Was zuerst die verengerte Pupille anbetrifft, so ist die Grundfalte p (die Strecke zwischen e und x Fig. 10) auf Fig. 4 b in demjenigen Bezirke zu suchen, der zwischen dem inneren Ende der Basalfalte und dem Arterienwinkel, also zwischen den Buchstaben e und x gelegen ist. Die schärfere hintere Grenze der Grundfalte ist in beiden Figuren durch den Buchstaben e angedeutet. Der Durchschnitt durch den Ciliarkörper (Fig. 10 a) ist in Fig. 4 b in der grade verlaufenden Basalfalte b f zu suchen. Der circulus arteriosus iridis major Fig. 10 ist auf Fig. 4 b durch den grossen Arterienquerschnitt, der die Substanz der Iris hügelförmig nach vorn in die vordere Kammer hinein vorwölbt, markirt. Ihm entsprechen an

der Iris-Unterfläche 2 kleine Faltungen — die Durchschnitte durch die Kreisfalte x (Fig. 4 b und Fig. 10). Die davor gegen den Pupillarrand nach innen ausstrahlenden feinen Falten (v Fig. 10, Fig. 4 b) sind die Vorfalten resp. Nebenvorfalten. Endlich findet sich dicht am Pupillarrand die faltenfreie Zone (Fig. 10 z und Fig. 4 b).

Was die erweiterte Pupille anbetrifft, so ist die in Fig. 11 vom Beginn des Ciliarkörpers bis zur Irismitte reichende grosse Grundfalte y auf dem Durchschnittsbild Fig. 13 ihrer ganzen Länge nach getroffen und reicht hier vom Punkte e bis zum Punkte x. In Fig. 4 a hat der Schnitt sie nicht ihrer vollen Ausdehnung nach gefasst; deshalb ist sie hier in die Basalfalte b f und in die dicht davor nach innen gelegenen, kleineren, in derselben Richtung ziehenden Nebengrundfalten zerspalten. Ihr Territorium erstreckt sich auch in Fig. 4 a vom Punkte e bis zum Punkte x. Noch mehr nach innen liegt dann in Fig. 4 a und Fig. 13 die Kreisfalte x, die Vorfalte v und der freie Randbezirk z. Letzterer spitzt sich nach innen am Pupillarrand in Folge schneller Abnahme der vorderen pigmenthaltigen Irishälfte rasch zu.

Der obere Rand der Iris ist bei verengerter Pupille (Fig. 4 b) mit vielen kleinen, den Gefässen entsprechenden Höckerchen besetzt, von denen der dem Circulus arteriosus iridis major angehörige, ganz lateralwärts gelegene, am meisten nach vorne vorspringt. Dieser Höckerchen entbehrt der obere Rand der retrahirten Iris (Fig. 4 a) fast vollständig.

Der auffälligste Unterschied zwischen retrahirtem und erweitertem Iris-Durchschnitt liegt in der Richtung der Irisebene. Die nicht retrahirte Regenbogenhaut verläuft geradlinig von hinten und aussen nach vorne und innen und ist an allen Punkten fast gleich breit. Die retrahirte dagegen krümmt sich hakenförmig und ist in ihrem mittleren Abschnitt vom grossen Arterienzirkel (c a i m) bis zur Vorfalte (v) breiter als in ihrem inneren und äusseren Drittel. Namentlich ist die Iriswurzel unverhältnissmässig dünn.

Die soeben geschilderten Gestaltveränderungen der Iris beim Accomodationswechsel lassen sich am besten, scheint es, übersehen, wenn man die Iris in ein inneres und ein äusseres Segment theilt. Ersteres erstreckt sich vom Pupillarrand bis zum grossen Arterienzirkel. Letzteres von da bis zur Iriswurzel. Beide Segmente retrahiren sich ungleichmässig, indem sich das äussere bei

abnehmender Lichtintensität geradlinig in sich zusammenzieht, während sich das innere ausser der rektilineären Verkürzung noch ausserdem nach innen hin umklappt. Würden beide Segmente sich einfach geradlinig retrahiren, so könnte die gestreckte Richtung der ausgedehnten Iris bei der Pupillenerweiterung nicht verloren gehen. Dadurch aber, dass der innere Abschnitt der Iris sich nach innen umschlägt, während der äussere sich einfach retrahirt, geht die gerade Directionslinie in eine hakenförmige, nach Art eines kleinen Fingers gebogene über. Die höchste Convexität der Krümmung liegt natürlich an der Grenze beider Segmente, also am Arterienzirkel. Man kann dies schon am Lebenden beobachten. Betrachtet man eine erweiterte Pupille während der Verengerung, so sieht man deutlich die innere Hälfte der Iris durch die nach vorn gehende Linse vorhangartig von hinten nach vorn sich vorschlagen und dabei zugleich breiter werden, während die äussere Abtheilung sich einfach geradlinig von aussen nach innen erweitert. Zugleich beobachtet man eine Geradestreckung der bei erweiterter Pupille nach vorn convexen Irisfläche. Der Grund, weshalb die beiden Iris-Abschnitte bei der Contraction sich in verschiedener Weise verhalten, ist darin zu suchen, dass im äusseren Abschnitt der Iris der Dilatator pupillae vorzüglich stark entwickelt ist und dass der Sphincter vollständig fehlt, während im inneren das Verhältniss ein umgekehrtes ist. Wenn bei einfallendem Licht der Sphincter sich contrahirt, so muss die ganze Iris in der Richtung nach vorne gegen die Hornhaut vorrücken, weil sie dadurch geradflüchtig wird, also die grösste Flächenausdehnung erhält und dem Sphincter die möglichst grösste Verkürzung gestattet. Durch die Hakenkrümmung der Iris bei Erweiterung der Pupille wird dagegen vor der Linsenmitte von dem inneren Iris-Segment ein kurzes trichterförmiges Diaphragma formirt, welches bei der Accomodation auf die Ferne die Sammlung der in das Auge einfallenden Lichtstrahlen ungefähr in derselben Weise verstärken muss, wie es bei den Ohrenspiegeln die trichterförmig erweiterte äussere Oeffnung thut.

---

h) Verhalten des Ciliarkörpers zur Linsenoberfläche.

In allen Accomodationszuständen des Auges liegen die Ciliarfalten der vorderen Linsenkapsel dicht an. Die Krümmungen bei-

der entsprechen einander genau und verändern sich in identischer Weise auf dem Durchschnitt je nach der Pupillar-Weite. Eine hintere Augenkammer existirt daher nur in dem Iwanoff'schen Sinne als ganz schmaler Contactspalt zwischen den Ciliarfalten und der vorderen Linsenkapsel, keineswegs als freier, mit Flüssigkeit erfüllter Raum. Die Eisstückchen, die Petit in der hinteren Augenkammer gefrorener Augen aufgefunden hat, sind den Durchschnitts-Präparaten gegenüber ebensowenig beweiskräftig, wie es das sogenannte Iris-Schlottern ist. Letzteres kann man sich leicht durch folgende Betrachtung erklären: Glaskörper und Zonula sind im Leben eine halbflüssige Masse, die ebenso wie jedes andere in einem geschlossenen Raum enthaltene Flüssigkeitsquantum durch Anstoss in schlotternde Bewegung (Bewegung stehender Wellen) gerathen können.

Auch ein Petit'scher Canal zwischen den Zonula-Blättern an der Peripherie des Linsenäquators lässt sich auf Durchschnitten nicht auffinden. Die Existenz desselben muss für das Kaninchen entschieden in Abrede gestellt werden.

Was die von Petit gefundenen und als Beweis einer hinteren Augenkammer gedeuteten Eisstückchen anbetrifft, so kann man, wenn man dieselben nicht als Kunstproduct ansprechen will, für sie nur folgende Erklärung finden. Es giebt an den Ciliarthälern einige Punkte, wo sich einige allerdings nur sehr kleine (der Grösse nach mikroskopische) Lücken zwischen der Linsenoberfläche einerseits und der Unterfläche des Strahlenkranzes und der Regenbogenhaut andererseits finden. Dieses hängt folgendermassen zusammen: Je nach dem Accomodationszustand des Auges wechselt der Ansatzring der Zonula seine Lage zu den Ciliarfalten, d. h. diejenigen Stellen, bis zu welchen Glaskörpersubstanz vordringt, erstrecken sich bei den verschiedenen Augenzuständen verschieden weit an der Irisunterfläche nach vorn. In Fig. 11 (retrahirte Iris) liegt die Grenze des Glaskörpers auf der höchsten Convexität der Grundfalten (y). Dem entsprechend ragen auf dem Durchschnitt Fig. 4 a rechts eine, links zwei kleine Auszackungen der Glaskörpersubstanz in die von den Ciliarwindungen frei gelassenen Lücken (das sind die Ciliarthäler) hinein. Mehr nach vorn sind die Zwischenräume zwischen den Ciliarfalten frei von Glaskörpersubstanz, zwischen denselben ist dann nur Kammerwasser vorhanden. Bei verengerter Pupille (Fig. 10) ist der Ansatz der Zonula an der scharf vorspringenden Kante e, und

erkennt man auf dem Durchschnitt (4 b) das der Configuration dieser Retina-Kante entsprechende scharfe winklige Abfallen des Zonula-Conturs gegen den Glaskörper-Contur. Die Pupille in gewöhnlichen Lichtzuständen (Fig. 12) ähnelt in Bezug auf den Ansatz der Zonula wieder mehr der retrahirten Iris, indem sich bei gewöhnlichen Lichtzuständen dieser Ansatz-Rand bis zur höchsten Convexität der Irisfalten, also bis zum Buchstaben g (Fig. 12) erstreckt. Vielleicht hat nun das die Ciliarthäler, soweit sie von Zonula-Substanz frei sind, füllende Kammerwasser Veranlassung gegeben, dass Petit kleine Eisstückchen hinter der Iris beim Gefrieren finden konnte.

Der histologische Bau der Ciliarfalten ist folgender: Nach aussen liegt die einschichtige Fortsetzung der Retinaelemente. Darauf folgt die Pigmentzellenlage des Tapetum, welche dem eigentlichen Parenchym der Ciliarfalten aufliegt. Das corpus ciliare ist histologisch die Fortsetzung der Chorio-Capillarschicht der Chorioidea. Man findet daher hier wie dort dieselbe schleimgewebige pigmentlose Grundsubstanz mit schönen sternförmigen Zellen, nur dass sie im Ciliarkörper stärker entwickelt ist. Die Mitte jeder Ciliarfalte wird von einer Capillare eingenommen. Eine elastisehe Grenzmembran gegen das Epithel hin, die etwa als Bruch'sche lamina elastica chorioideae zu deuten wäre, ist nicht nachzuweisen.

Das Pigmentepithel setzt sich meistens nicht direkt an die schleimgewebige matrix des Ciliarkörpers an. Zwischen den Pigmentzellen und der Grenzlinie des Schleimgewebsparenchyms finden sich vielmehr hin und wieder rundliche Lücken (Fig. 22 und 21 x). Fig. 22 ist ein Längsschnitt durch eine Ciliarfalte, Fig. 21 zeigt einige Falten im Längsschnitt, andere im Querschnitt getroffen. Die Lücken sind mit wasserklarer Flüssigkeit erfüllt. An Ciliarfortsätzen, deren Gefässe prall injicirt waren, waren sie ebenfalls, wenn auch nicht so stark zu bemerken. Analoge rundliche Blasenbildungen hat neuerdings Orth (Zeitsch. für Geburtsh. 1877) in den Zotten der Placenta Foetalis beschrieben und dieselben als im Epithel entstanden gedeutet. Sie sollen dazu dienen, dem sich ausdehnenden Bindegewebe im wachsenden Organismus den Weg zu bahnen.

Einen instruktiven Einblick in das Verhältniss des Glaskörpers und der Zonula zu dem Ciliarkörper gewähren Tangential-Schnitte durch die vordere Augenhälfte resp. die Ciliarfalten

(Fig. 18 und 19). Fig. 18 ist einem Segment nahe dem Rande des Auges entnommen. Fig. 19 giebt einen mehr medial geführten Schnitt dicht an der Pupille. Was zuerst letztere Figur anbetrifft, so ähnelt dieselbe in der Configuration ihrer Iris und ihres Ciliarkörpers noch sehr dem Meridional-Schnitt (Fig. 4 a), das Präparat ist ebenso wie Fig. 4 a einem Auge mit erweiterter Pupille entnommen und ist leicht auf Fig. 4 a und Fig. 13 zurückzuführen. Man braucht sich nur die beiden Seitenhälften der Iris von Fig. 4 a mit ihren Spitzen zusammengeflossen zu denken um mutatis mutandis Fig. 19 zu erhalten. In der Mitte der Fig. 19 ist die Irispigmentlage dicht über dem seiner Länge nach getroffenen Sphincter (sph : p) sehr dünn, da ja (Fig. 4 a und Fig. 13) über dem Sphincter pupillae das obere pigmentirte stratum der Iris plötzlich bedeutend an Dicke abnimmt. Auch ist hier die Irisunterfläche entsprechend der Randzone z faltenfrei. Mehr nach den Rändern hin, am circulus arteriosus iridis major (c a i m) ist der obere Rand der Iris (Fig. 19) vorgewölbt, während der untere Rand sich einsenkt. Der Ciliarkörper und die Irisunterfläche zeigen nach dem Rande zu die Grundfalte g (Basalfalte b f der Fig. 4 a u. 13), die Kreisfalte x und die Vorfalte v.

c t Fig. 19 sind Lücken zwischen den Ciliarfalten, die den Ciliarthälern entsprechen, sie sind nicht mehr mit Zonula-Masse, sondern nur noch mit Kammerwasser erfüllt, da die Zonula z c sich nur bis an die äusserste Peripherie der vorderen Linsenkapsel l erstreckt. Letztere wird an ihrem Rande da, wo die Grundfalte die höchste Convexität erreicht hat, von letzterer etwas eingedrückt.

Während in Fig. 19 der obere und der untere Rand der Iris einander fast parallel laufen, ist in Fig. 18 der untere Rand des Tangentialschnittes ganz anders beschaffen als der obere. Man erkennt wieder die grossen Grundfalten y, zwischen denen ziemlich regelmässige Nebenfalten y' liegen. Die grossen Grundfalten (y) drücken da, wo sie die Linsenkapsel (e) berühren, die Oberfläche derselben in regelmässigen Abständen ein. Dieses Umstandes ist schon oben bei Besprechung der Figur 16 Erwähnung gethan worden. Die Zwischenräume zwischen den Ciliarfalten (die sogenannten Ciliarthäler) bestehen auf dem Tangentialschnitt Fig. 18 aus einem untern in die Länge gezogenen (c t) und einem obern ungefähr viereckig erweiterten Abschnitt (c t'). Letzterer ist mit

Kammerwasser, ersterer seiner Hauptsache nach mit Zonulamaterial gefüllt (z). Lateral sind beide Abschnitte zusammen geflossen, medial dagegen durch die sich zwischenschiebenden Durchschnitte der Nebengrundfalten getrennt. Erwähnung verdienen noch die an der rechten obern Ecke der Fig. 18 befindlichen Iris-Zähne (i z), welche man als durch das Pigment-Stratum allein gebildete papillomatöse Vorsprünge erkennt. Der obere Rand der Fig. 18 gleicht einem flachen Bogenabschnitt aus einem Kreise mit weitem Radius, der mit einzelnen den Gefäss-Querschnitten entsprechenden Höckerchen besetzt ist. Der untere Rand ist gezackt.

§. 4. Aphoristische Bemerkung in Betreff des Corneaepithels.

Es möge hier noch eine kurze Notiz über die Epithel der Cornea Platz finden, die auf ein neuerdings viel discutirtes Thema, nämlich auf die Nervenenden im Epithel Bezug hat. Bekanntlich hat Merkel vor kurzer Zeit (Max Schultze's Arch. Bd. XI) die schöne Entdeckung gemacht, dass nach Zusatz von Osmiumsäure gewisse Unterschiede in der Färbung der Epithelzellen mancher Häute und Schleimhäute wahrnehmbar sind. Er hat hierauf hin diejenigen Epithelzellen, die durch ihre Resistenz gegen Farbstofflösungen sich auszeichneten, als s. g. nervöse Tastzellen in Anspruch genommen. Merkel betrachtet dieselben als zwischen das Epithel gerathene Ganglienzellen. Ich kann für die Kaninchencornea das von Merkel gefundene Factum bestätigen. Schon bei gewöhnlicher Carminfärbung kann man eine Färbungsdifferenz im Corneaepithel wahrnehmen, indem einige Epithelzellen durch eine auffallend helle Färbung scharf von ihren dunkleren Nachbarn contrastiren. Erstere finden sich nicht blos in der untersten Lage von Cylinderzellen, sondern auch in den dicht darüber gelegenen Regionen. Die Helligkeit der Zellen wird nicht durch besondere Resistenz des Protoplasma gegen Farbstoffe, sondern durch die Anwesenheit von sehr grossen hellgefärbten Kernen mit wenig Zellprotoplasma hervorgerufen.

Um die Annahme von der nervösen Natur der hellen Zellen gut zu heissen, muss eigentlich noch für jeden einzelnen Fall der strikte Nachweis von dem Zusammenhang der hellen Zellen mit dem Ende eines Nervenstämmchens erbracht werden. Meine Schnitte zeigen zwar die subepitheliale Nervenausbreitung zwischen Vorderfläche der Cornea und den Cylinderzellen (Fig. 4B) (s e) des Cor-

neaepithels recht gut. Nie aber habe ich direkt auf Schnitten den Zusammenhang zwischen einem Nerven und einer hellen Tastzelle mit Sicherheit wahrnehmen können. Doch habe ich einiges gesehen was zu Gunsten der Hypothese spricht. So liess sich einmal ein feines Fädchen wahrnehmen, das von der Vorderfläche des subepithelialen Nervenplexus aus in den Kern einer hellen Zelle eindrang, und in der Mitte des Kerns knopfförmig endete. Seine Substanz war homogen dunkelroth gefärbt. Um das Knöpfchen herum befand sich ein heller Hof, ähnlich einem Kernkörperchenhofe. Dieser wiederum war von dem sehr grossen hellen mit vielen kleinen Granulationen versehenen eigentlichen Kern umhüllt (Fig. 20). Ich bin geneigt in dem kleinen verdickten Knöpfchen das Ende eines Nerven zu erblicken.

Beim Menschen existiren bekanntlich mannigfaltige Differenzen in der Beschaffenheit des vorderen Augenabschnittes gegenüber dem Kaninchen; doch scheinen die wichtigsten Punkte im Grossen und Ganzen identisch zu sein. Leider stand mir nicht genügendes Material zu Gebote. Ich habe bis jetzt nur die vordere Hälfte eines menschlichen Auges untersuchen können, das wegen eines hintern Chorioidealtumors exstirpirt und ganz frisch in Müller'sche Flüssigkeit gelegt sich besonders zur Untersuchung der normalen Verhältnisse der vordern Augenhälfte eignet. An demselben konnten folgende Punkte constatirt werden.

1) An der Irisunterfläche befinden sich zwei Pigmentzellenlagen von derselben Beschaffenheit wie beim Kaninchen. Es liegt also auch an der menschlichen Regenbogenhaut die Umschlagsstelle des vorderen Blattes der sekundären Augenblase in das hintere am Pupillarrand. Dieses Factum ist bereits von Herrn Dr. J. Hirschberg, der das betreffende Auge wegen des Tumors in meinem Laboratorium untersuchte, veröffentlicht und durch Zeichnung illustrirt worden (Arch. für Ophthalmologie XXII B).

2) Die Regenbogenhaut zerfällt in dieselben Schichten wie beim Kaninchen, nur ist die Bruch'sche elastische Haut ein klein wenig stärker ausgebildet.

3) Die Iris bildet auf dem Durchschnitt bei verengerter Pupille eine geradflüchtige Fläche.

4) Die Meridionalfasern des Ciliarmuskels inseriren sich auf der Cornea ungefähr in der Gegend des Schlemm'schen Canals, nachdem sie schon eine verhältnissmässig lange Strecke sehnig geworden sind. Zwischen Meridional- und Aequatorial-Fasern liegen in einem Paquet zusammen die Gefässe und Nerven des Ciliarmuskels.

In vorstehenden Zeilen ist es vermieden worden, die sehr reichhaltige Literatur über die in Rede stehenden Gegenstände mehr als andeutungsweise in den Kreis der Betrachtung zu ziehen. So weit dies den physiologischen Theil dieser kleinen Arbeit anbetrifft, geschah dies desshalb, weil ich mich doch auf ein einfaches Abschreiben dessen hätte beschränken müssen, was aus den Meisterwerken von Helmholtz und Donders über Augenaccomodation in die Lehrbücher der Physiologie übergegangen ist. Die anatomische Literatur aber ist aus zwei Gründen nur kurz berührt worden. Einmal desshalb, weil sich obige Darstellung zunächst auf das Kaninchen stützt, während die Mehrzahl der Autoren das Menschenauge berücksichtigen, das hier nur in zweiter Linie berührt wurde. Zweitens, — und das ist der Hauptgrund — weil in dem vor wenigen Jahren erschienenen Handbuch von Graefe u. Saemisch sich die betreffende Litteratur so vollständig und mit einem so gewissenhaften Fleisse zusammengetragen findet wie er allein der trefflichen Behandlung würdig ist, welcher sich die Artikel Cornea, Retina, Linse und Andere mehr in diesem mustergültigen Sammelwerk zu erfreuen haben. Doch sollen hier jetzt noch nachträglich ein paar Arbeiten kurz berührt werden, die in den letzten Jahren über die in Rede stehenden Themata veröffentlicht worden sind.

Was zuerst die Begrenzung des Glaskörpers gegen die Retina anbetrifft, so ist eine im Amerikan Journal 1877 erschienene Arbeit von Norris und Shakespeare zu berücksichtigen, wonach beim ganz frischen Menschenauge nach Silberbehandlung sich ein Endothel im Umkreis von 4—5 mm um die Papille herum nachweisen lässt. Mehr nach vorn zu fehlt dasselbe zwar, doch statuiren Norris und Shakespeare nichts destoweniger auch dort eine eigene innere bindegewebige Begrenzungsschicht der Netzhaut.

Diese Erfahrungen stimmen gut mit den oben dargelegten Befunden überein. Norris und Shakespeare haben offenbar Augen untersucht, an denen sich Glaskörper und Retina so wie oben vom Hingerichteten beschrieben worden ist, verhielten. Wenn bei Letzterem nichts vom Vorhandensein des Endothels erwähnt wurde, so hat dies seinen Grund darin, dass dies Auge nicht frisch, sondern in gehärtetem Zustande in meine Hände kam. Auf den Nachweis endothelialer Zellgrenzen vermittelst Silber darf man übrigens nach neueren Erfahrungen über das Bindegewebe kein allzugrosses Gewicht legen. Es hat sich herausgestellt, dass alle Lymphspalten ursprünglich endothellos sind und dass nur ein Theil derselben sich im späteren Leben mit einem Endothel überzieht. (Siehe hierüber Arch. f. Anat. und Physiol. v. His-Braune II. B. p. 144.) Hauptsächlich fällt für die Frage nach der Begrenzung der Retina gegen den Glaskörper der Umstand ins Gewicht, dass man beim Menschen eine feine bindegewebige, die Gefässe führende innere Lamelle der Netzhaut nachweisen kann. Ob dieselbe auf grösseren oder geringeren Strecken mit Endothel bekleidet oder nackt ist, ist nur von secundärer Bedeutung.

Ein anderer, englischer Autor, Ewart (Preliminary note on a epithelial arrangement in front of the retina and on the external surface of the capsule of the lens. Journ. of anat. and physiol. May 1875. p. 353), untersuchte ebenfalls Retina und Linse mittelst der Silber-Methode. Die Limitans interna zeigte eine deutliche Zellzeichnung, war also entweder selbst aus Zellen zusammengesetzt oder mit einem Zellenbelege versehen; beim Ochsen zieht sich diese Zellenmosaik, aus vielgestaltigen Zellen gebildet, über die ganze Retina hin. Zwischen breiteren Zellenformen liegen einzelne schmälere, um welche die breiteren in einer radiären Anordnung arrangirt sind. Die Ränder der Zellen erscheinen zwar etwas unregelmässig geformt, jedoch nicht gezackt. Auf der ora serrata fehlen diese Zellen. Bemerkenswerth ist die Angabe, dass auch die hintere Linsenkapsel ein Epithel trägt (irreguläre kernhaltige Zellen). Ewart (notes of the minute structure of the vitreous membrane. Ibid. No. 15 p. 165) giebt weiterhin an, dass er nach Behandlung mit $^{1}/_{8}$proc. Silberlösung sowohl auf der inneren (vorderen) Oberfläche der Retina, auf der sog. Limitans interna, zwischen dieser und dem Glaskörper, ferner auf der Aussenfläche des Glaskörpers und endlich auf der äusseren Oberfläche der gesammten Linsenkapsel ein Epithel platter Zellen nachweisen könne.

An den Epithelzellen der Retina und der Linsenkapsel konnte Ewart Kerne nachweisen, an denen des Glaskörpers nicht. Das Retinaepithel liess sich nicht gut zwischen ora serrata und Processus ciliares auffinden, war sonst aber sehr deutlich. Der feste Zusammenhang zwischen Retina und Glaskörper bei diesem Arrangement ist dadurch gegeben, dass einzelne der Fasern aus den äusseren Glaskörperlagen die Epithelschichten durchsetzen und in die Retina eindringen. Dasselbe zeigt sich in der Gegend der Processus ciliares, fehlt dagegen an der Linsenkapsel.

Die Erfahrungen Ewart's stimmen vortrefflich mit den oben im Text dargelegten Befunden überein, insoweit auch Ewart das Vorhandensein einer bindegewebigen Membrana limitans interna Retinae betont. Auf diese Congruenz der Resultate ist umsomehr Gewicht zu legen, als die Ewart'sche Untersuchungsmethode total von der meinigen abweicht.

Der Umstand, dass die Membrana limitans interna Retinae ursprünglich die äusserste Begrenzungsschicht des menschlichen Glaskörpers bildet und von diesem erst durch sekundäre Spaltenbildung gleichsam lospräparirt wird, erklärt jene bis jetzt räthselhafte Beobachtung von Klebs (Virchow's Arch. 19. Band P. 333), wonach bei Neugebornen Hyaloidea und Glaskörper im hinteren Augenumfange getrennt, im vorderen dagegen mit einander verwachsen sind. Die Entwickelungsgeschichte erklärt ferner sehr gut, wie die Verhältnisse der Retina und des Glaskörpers bei denjenigen Thieren aufzufassen sind, bei denen, wie beim Frosch, die Netzhaut selbst gefässlos ist, während die Capillaren in der Membrana capsularis corporis vitrei liegen. Man braucht sich nur vorzustellen, dass beim Frosche sich 1) eine Lymphspalte zwischen der gefässführenden Glaskörperumhüllung und der Glaskörpersubstanz ausbildet und dass dann 2) die so abgetrennte gefässhaltige Glaskörperkapsel mit der Netzhaut durch Einsprossen der Gefässe verbunden wird, — so erhält man ganz das Bild der menschlichen Retina. Wenn der beregte Prozess nur an der Papille vor sich geht, während im vorderen Augenumfange die membrana capsularis corporis vitrei mit dem Glaskörper verwachsen bleibt, so erhält man, falls man sich noch dazu dieses Stück der membrana capsularis gefässlos werdend denkt, die Verhältnisse wie sie sich beim erwachsenen Kaninchen finden.

Was die Anatomie der Chorioidea anbetrifft, so hat man an

derselben bis jetzt das stratum intervasculosum nicht als besondere Schicht hervorgehoben. Erst Sattler (Arch. f. Ophthalmol. Bd. XXII p. 1—100) hat auf die Existenz desselben hingewiesen. Nach diesem sorgfältigen Forscher besteht die Chorioidea beim Menschen sogar hauptsächlich aus dieser Lage. Sie ist hier aus zwei durch ein Endothelhäutchen geschiedenen und an der Aussenfläche von Endothelhäutchen eingefassten Schichten eines elastischen Netzes gebildet. Nach innen folgt auf sie wie beim Kaninchen die Capillarschicht mit ihrer Glasmembran, nach aussen die Schicht der gröberen Gefässe und eine ähnlich gebaute Lamelle, an welcher sich die mehrfachen Lagen der Supra-Chorioidea anschliessen. Auch hat Sattler gefunden, dass beim Uebergange auf den Ciliarkörper die Verhältnisse des Menschenauges ungefähr ähnliche sind, wie sie oben vom Kaninchen beschrieben wurden. Es erhalten sich nämlich die Glashaut und die beiden elastischen Lagen sammt den Gefässen.

Ueber den Bau der Iris hat Faber eine Preisschrift, Leipzig 1876, veröffentlicht. Dieser Autor unterscheidet an der Iris noch eine Schicht mehr, als ich daran statuirt habe, indem er meine untere grösstentheils unpigmentirte Irishälfte in zwei Theile zerlegt. Im Uebrigen hat auch Faber die mehrfachen Pigmentlagen des Tapetum und der Retina an der Iris-Unterfläche gesehen.

In Betreff der anatomischen Vorgänge bei der Accomodation ist noch folgende Arbeit zu erwähnen: Norton, On the Accomodation of Vision and the Anatomy of the Ciliary body. Proceed. Royal Society. Vol. 21. No. 146. pag. 423, lässt den Ciliar-Muskel des Menschen vom mittleren Fascikel der Descemetschen Membran entspringen und mit zwei Portionen enden. Die eine derselben inserirt sich im Bindegewebe der Chorioidea, die andere in einem erectilen Gewebe, welches Verf. als einen Hauptbestandtheil der inneren Schichten des sogenannten Ciliarbandes und der processus ciliares ansieht. Eine directe oder auch indirecte Verbindung mit der Linsenkapsel (Insertion in ein sogen. Ligam. suspensorium lentis) wird geläugnet. Den Mechanismus der Accomodation denkt sich Verfasser wesentlich als durch einen Druck des erwähnten erectilen Gewebes auf die Linse bedingt; die Erection dieses Gewebes komme wiederum durch den Ciliar-Muskel zu Stande, der bei seiner Contraction die Venen comprimire. Die Iris könne dabei als Hülfsapparat wirken, indem sie durch gleichzeitige Contraction

des Sphincter und Dilatator pupillae in eine starre Membran verwandelt werde, welche die ringförmige Masse des Ciliargewebes gegen den Linsenäquator presse. Auch diese Angaben stimmen, wie wohl nicht erst begründet zu werden braucht, so weit sie anatomische Verhältnisse betreffen, fast vollständig mit meinen Befunden überein.

Resumé.

In den obigen Zeilen ist 1) das Verhalten der Begrenzungsschichten von Glaskörper und Retina besprochen. Dasselbe ist beim Kaninchen ein verschiedenes, je nachdem man einen peripherischen oder einen nahe der papilla nervi optici gelegenen Punkt der Netzhaut-Oberfläche ins Auge fasst. In ersterem Falle schliesst die Netzhaut mit den zu einer Art gefensterter Membran zusammengeflossenen Radialfaserkegeln ab. Durch die Löcher dieser Membran treten die Axencylinderfortsätze der Retina-Ganglienzellen. Letztere überragen also die Radialfaserkegel nach innen und verlaufen an deren Glaskörperseite in einer weichen Kittmasse, welche weder dem Glaskörper noch der Retina angehört. Diese Kittmasse lässt sich schon bei ganz jungen Embryonen nachweisen und von da an durch das ganze Fötalleben verfolgen. Bei 2 cm langen Embryonen ist sie ebenso gross wie die Glaskörpersubstanz selbst. Später nimmt sie an Grösse ab und reducirt sich beim Erwachsenen auf eine ganz schmale Schicht.

In der Nähe der Papilla nervi optici sind die Verhältnisse andere. Hier sprossen bekanntlich die Glaskörpergefässe beim Kaninchen in die Netzhaut ein, welche letztere nur an dieser Stelle vascularisirt ist. Hierdurch kommt es an diesem Punkte zu einer festen Vereinigung von Glaskörpersubstanz mit Netzhaut-Material, welche soweit führen kann, dass durch einen secundär im Glaskörper entstandenen Lymphspalt die äusserste Glaskörperlamelle vom Corpus vitreum abgetrennt und zur Retina einbezogen wird. So erhält letztere in der Nähe der Papille eine eigene bindegewebige Membrana limitans interna.

Beim Menschen sind diese Verhältnisse durchaus andere, da die menschliche Netzhaut überall vascularisirt ist. Demgemäss sprossen die Glaskörpergefässe von der ganzen Oberfläche des Corpus vitreum in die Netzhaut ein. Nun entsteht ebenso wie beim Kaninchen secundär im Glaskörper ein Lymphspalt. Wenn derselbe nur geringere Ausdehnung annimmt, so wird die Netzhaut

vom Glaskörper auch nur in geringem Umfange getrennt. Im grössten Theil des Augenumfanges bleibt sie in diesem Falle verwachsen. Wenn aber der secundäre Lymphspalt weit nach vorn, fast bis an die Ora serrata reicht, so trennen sich Retina und Glaskörper im grössten Umfange des Auges und bleiben nur an der Ora verwachsen. Meistens scheint sogar der trennende Spalt auch durch die ora durchzugreifen.

Was das Verhalten des Glaskörpers zur Linsenkapsel anbetrifft, so ist die hintere Linsenkapsel kein Produkt des die Linsenfasern liefernden Epithels, sondern eine Abscheidung des Glaskörpers. Sie ist beim Embryo mit Letzterem untrennbar verbunden, beim erwachsenen Kaninchen aber durch einen lymphatischen Gewebsspalt von Letzterem getrennt.

Die vordere Linsenkapsel hängt beim Embryo ursprünglich continuirlich mit dem Irisstroma und dem Zonulatheil des Glaskörpers zusammen. Bei der Geburt wird sie durch einen in ihr entstehenden, der Cornea-Wölbung parallelen Lymphspalt in eine vordere und eine hintere Lamelle zerlegt. Die vordere Haut kann gleichsam als Fortsetzung der auf der Iris-Oberfläche umgeschlagenen Membrana Descemeti corneae betrachtet werden. Sie heisst Pupillar-Membran und reisst später ein. Die hintere Haut repräsentirt die eigentliche vordere Linsenkapsel. Zwischen den lateralen Partien der Membrana pupillaris und der Membrana capsularis spannt sich, den Pupillarrand umgreifend, ein drittes Häutchen, die Membrana capsulo-pupillaris von Henle und Reich aus, welches vom Irisstroma ebenfalls durch eine neu entstandene Gewebslakune getrennt wird. Zur Herstellung der hinteren Kammer muss auch noch diese Verbindungshaut einreissen. So wiederholt sich also hinter der Iris ein zweiter Trennungsprozess, demjenigen homolog, der vor der Iris als Abreissen der Pupillar-Membran bekannt ist. Die Zonula Zinnii ist ein reines Produkt des Glaskörpers und wiederholt genau alle Niveau-Schwankungen der Retina-Unterfläche. Daher ist ihre Configuration bei der Accomodation auf die Ferne eine ganz andere, als bei der Accomodation auf die Nähe. Die wirksamen Kräfte für die Accomodations-Veränderung der Zonula sind einzig und allein im Ciliar-Muskel zu suchen, denn die sogenannten Zonula-Fasern sind niemals muskulöser Natur. Die Reihenfolge der bei der Accomodation sich abspielenden Prozesse ist folgende. 1) Durch die Willensenergie wird der Ciliar-Muskel zu einer Contraction bewogen. Dadurch wird 2) die Gestalt der retinalen

Ciliarfalten geändert. In entsprechender Weise machen 3) die Zonulafalten des Glaskörpers diese Veränderungen mit, indem sie einen getreuen Abdruck ersterer in allen Accomodationslagen darstellten; 4) dadurch wird die Glaskörpermasse in sich verschoben und so die Linsenkapsel entspannt oder gespannt, nach vorne oder nach hinten gerückt; 5) verändert sich auch die halbflüssige Linsenmasse einerseits nach den ihr von aussen durch die wechselnde Zonulagestaltung beigebrachten Spannungen oder Entspannungen ihrer Kapsel, andererseits nach den Gesetzen ihrer eigenen ihr innewohnenden Elasticität.

Beim Menschen existirt kein postlenticularer Spalt, ist die Zonula mit der ora serrata retinae fest verwachsen. Erstere setzt sich normal noch eine Strecke weit in regelmässigen festonartig geordneten Vorsprüngen auf die Unterfläche der Iris fort. Die Glaskörpermasse beim Menschen ist nicht homogen und gleichartig gebaut, sondern durch fester gewebte Scheidewände in einzelne Unterabtheilungen zerfällt. Im Allgemeinen sind diese Septa radiär um eine mittlere, der früheren Art. central. corp. vitrei entsprechende Axe gestellt. Im hinteren Drittel des erwachsenen menschlichen normalen Auges befindet sich ein mit lymphatischer Flüssigkeit gefüllter, relativ grosser Hohlraum, den man als „hinteren Glaskörperspalt“ bezeichnen kann.

Die Untersuchung der anatomischen Verhältnisse des Auges bei den verschiedenen Accomodationszuständen ergab folgende Resultate: Was zuerst die Linse anbetrifft, so ist, abgesehen von den bereits ophthalmometrisch festgestellten Veränderungen in den Dimensionen der Linsen-Axe, hauptsächlich noch der Umstand zu berücksichtigen, dass bei verengerter Pupille der hintere Linsencontur in seinen lateralen Partien schwach convex nach vorne vorgebuchtet wird, während er bei erweiterter Pupille einfach gebogen und ohne Einkerbung von rechts nach links zieht. Ausserdem wird die Oberfläche der Linse bei verengerter Pupille von den Zonulafalten eingebuchtet, sodass sie am Rande einen deutlichen Abdruck derselben liefert. Bei erweiterter Pupille dagegen sind die Ciliarfalten über den Linsenrand zurückgezogen. Die Iris-Unterfläche besitzt 2 Lagen von Pigment-Epithel, eine untere grössere, als Fortsetzung der Retina, und eine obere kleinere, als Fortsetzung des Tapetum. Der Umschlagsrand der Netzhaut in das hintere Blatt der secundären Augenblase liegt also auch noch beim Erwachsenen am Pupillarrand. Bei erweiterter Pupille überragt das Iris-Stroma noch ein

wenig das Pigment nach innen, bei verengerter Pupille ist das Umgekehrte der Fall. Bei jungen Thieren findet man stets 2 Reihen von Epithelzellen, eine pigmentirte und eine unpigmentirte, auf allen Ciliarfalten. Nicht so beim Erwachsenen. Hier fehlen auf den sogenannten Nebenfalten stellenweise die der Retina entsprechenden unpigmentirten Zellen. Dies erklärt sich durch das excessive Wachsthum dieses Theiles. Die Chorioidea besteht aus 4 Schichten; 1) aus dem durch Verdichtung der Lamellen der Suprachorioidea hervorgegangenen Stratum pigmentosum; 2) aus dem Stratum vasculosum; 3) aus einer zuerst von Sattler beschriebenen und für das Verständniss der Chorioidea sehr wichtigen Schicht, dem Stratum intervasculare oder der Sattler'schen Schicht. Dieselbe ist am besten an stark pigmentirten Augen zu finden; 4) aus der Choriocapillaris. Eine eigene Bruch'sche elastische Grenz-Membran existirt beim Kaninchen nicht. Das Pigment der Chorioidea erstreckt sich nur bis in die Sattler'sche Schicht. Desshalb bietet diese Schicht ein Mittel dar, um beim Uebergang auf die Iris den Antheil zu verfolgen, den die einzelnen Strata der Chorioidea an dem Aufbau der Regenbogenhaut und der Hornhaut nehmen. Die Gefässschicht der Chorioidea zeigt eine regelmässige Abwechslung viereckiger sehr breiter Venendurchschnitte mit kleinen quadratischen Parenchymbalken, in denen jedesmal je eine Arterie gelegen ist. Beim Uebergange auf die Cornea biegt das Stratum vasculosum schräg nach vorn und aussen ab und findet sein Ende am Schlemm'schen Canal. Auf die Iris gehen daher allein die Sattler'sche Schicht und die Choriocapillar-Schicht über. Da Letztere unpigmentirt ist, so kann auch nur derjenige Theil der Iris Pigment führen, der von dem Stratum intervasculosum herrührt. Dies ist die vordere Irishälfte. An der hintern kommt nur in der Scheide der Muskeln hin und wieder etwas Pigment vor. Die Ciliarfalten stammen einzig und allein aus der Capillarschicht der Chorioidea. Sie sind durch eigenthümliche blasige Bildungen zwischen Epithel und Stromagewebe ausgezeichnet.

An der Unterfläche der Iris und des Ciliarkörpers kann man bei allen Accomodationszuständen folgende vier Abschnitte unterscheiden 1) dicht am Pupillarrand eine faltenfreie Zone 2) die sogenannte Vorfaltenzone 3) die Kreisfaltenzone. Sie entspricht dem circulus arteriosus iridis maior. 4) Die Grundfaltenzone. Vor-

falten und Kreisfalten sind nur bei verengerter Pupille gut ausgebildet. Erstere besitzen in diesem Zustand sogar noch Nebenvorfalten. Die Grundfalte zerfällt bei verengerter Pupille in zwei — einen innern und einen äussern, — winklig gegen einander geknickte Bezirke. Letzterer entspricht dem Ciliarkörper, ersterer dem äusseren Iris-Abschnitt. Bei erweiterter Pupille dagegen ist die Grundfalte sanft von vorn nach hinten gebogen; mithin gehen in diesem Falle Iris und Ciliarkörper continuirlich in einander über.

Die Gestaltveränderungen der Iris-Unterfläche und des Ciliarkörpers lassen sich am besten übersehen, wenn man die Iris in eine innere und eine äussere Hälfte theilt. Erstere erstreckt sich vom Pupillarrand bis zum grossen Arterienzirkel. Letztere von da bis zur Iriswurzel. Beide Segmente retrahiren sich ungleichmässig, indem sich das äussere bei abnehmender Lichtintensität gradlinig in sich zusammenzieht; während sich das Innere ausser der rectilineären Verkürzung ausserdem nach innen hin umklappt. Die mittlere Pupillarstellung entspricht in der Configuration ihrer Falten weit mehr der erweiterten als der verengerten Pupille.

An Cornea-Epithel liessen sich sogenannte Merkel'sche Tastzellen sowohl in der Cylinderzellenlage als in der darüber befindlichen Riff- und Stachelzellenschicht nachweisen.

Eine hintere Augenkammer existirt nur als ganz schmaler Contactspalt, keineswegs als besonderer mit Flüssigkeit gefüllter Raum. Die in der hintern Augenkammer gefrorener Augen gefundenen Eisstückchen erklären sich dadurch, dass die Glaskörper-Masse den vordersten Theil der Ciliarthäler nicht ganz ausfüllt. Das hier in immer noch mikroskopischen Lücken enthaltene Kammer-Wasser hat wahrscheinlich die von Petit gefundenen Eisscherben dargestellt. Diese kleinen Flüssigkeitsräume ermöglichen auch das bekannte bisher immer als Beweis einer hinteren Augenkammer betrachtete Iris-Schlottern. Letzteres wird auch noch durch die halbflüssige Beschaffenheit der Glaskörper-Masse begünstigt

Ein Petit'scher Canal an der Zonula lässt sich beim Kaninchen nicht nachweisen.

1. Nachträgliche Bemerkung.

In den jüngst erschienenen Heften der Arbeiten aus dem Heidelberger physiologischen Institut theilt W. Kühne die höchst

interessante Thatsache mit, dass beim Kaninchen die Stelle des schärfsten Sehens sich schon makroskopisch in Form eines etwas oberhalb der Papille hinziehenden Streifens markirt. Sollte dieser Streifen nicht vielleicht ein Residuum der linearen Papillarfalte des Embryo (Fig. C und Fig. F) sein? Form und Lagerung stimmen so ziemlich überein. Bekanntlich hat A. Würzburg l. c. gezeigt, dass auf Horizontal-Schnitten durch die Mitte der papilla nervi optici eines fast ausgetragenen Foetus sich jederseits in einiger Entfernung von dem Sehnerveneintritt eine kleine Falte der Retina und des Tapetum bemerkbar macht. Dieselbe verschwindet auf der lateralen Seite sehr bald und dafür tritt eine deutliche Depression der Retinaschichten an dieser Stelle ein. A. Würzburg hat deswegen die betreffende Falte in Beziehung zur Bildung der macula lutea gebracht und sie Macularfalte genannt. Bergmeister (Wiener embryol. Arbeit. Bd. 1) hat nun nachgewiesen, dass die Macularfalte den äussersten Enden der horizontalen Papillarfalte des embryonalen Auges (Fig. E u. F) entspricht. Auch Kühne giebt an, dass seine Linie des schärfsten Sehens sich an den beiden Enden etwas umkrümme.

---

2. In Fig. 4 A u. 4 B finden sich im Querschnitt der Linse einige Details über Faserung etc. eingezeichnet, welche im Text bisher nicht berührt worden sind. Dies geschah aus folgendem Grunde. Die erwähnten Details sind einem Kaninchen von ein paar Tagen entnommen, werden sich also im erwachsenen Auge wahrscheinlich etwas anders verhalten. Doch kann die Differenz nicht sehr bedeutend sein, da Schnitte durch Linsen von 2 Monate alten Thieren noch fast ebenso beschaffen sind wie Fig. 4 A und Fig. 4 B. An der Unterfläche der Linse befindet sich eine Schicht sechseckiger Exsudatkörper. Letztere sind vollkommen homogen, sie färben sich stark roth in Carmin und entbehren der Kerne. Die auffallenden Bildungen, die Ritter (Arch. f. Ophthal. 1877) von den gleichen Körpern der Vogellinse beschreibt, finden beim Kaninchen kein Homologon. Bei letzterem Thiere sind die Exsudatkugeln schon bei Embryonen von 2 cm Körperlänge (Fig. B) wahrzunehmen und beharren in identischer Beschaffenheit durch das ganze Leben, ohne mit den Linsenfasern in Verbindung zu

treten. Die einzige Veränderung, die sie nach der Geburt erleiden, besteht darin, dass ihre in frühern Embryonalstadien kreisrunde Form in eine sechseckige übergeht. In der hintern Partie der Linsenaxe befindet sich (Fig. 4 A und 4 B) vor den Exsudatkugeln ein dreieckiger schmaler Spalt, der den Mittelpunkt des bekannten Linsensternes bildet. Von ihm aus strahlen, wie schon J. Arnold (l. c.) durch eine schöne Abbildung illustrirt hat, die Linsenfasern aus. Die am meisten medial gelegenen bilden Hälften concentrischer Ellipsen, deren längste Axe mit der Linsenaxe zusammenfällt. Mehr nach aussen folgen S-förmig gebogene Fasern, deren vordere Partie nach innen, deren hintere Partie nach aussen concav ist. Noch mehr nach aussen bilden die Linsenfasern einfache nach innen convexe Bögen, deren Centrum auf dem Querschnitt im Linsenaequator liegt. Die Linse hat ein hohes einschichtiges Cylinderepithel, das in der Fig. 4 A u. 4 B gezeichneten Biegung in die Kernzone der Linsenfasern übergeht. Am vordern Ende erleiden letztere eine Klärung ihrer Substanz, welche besonders dicht unter dem Epithel ausgesprochen ist. Siehe Fig. 4 A und Fig. 4 B.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIV—XXXVI.

Die Figuren 1—20 und Fig. 22 und 28 sind auf folgende Weise gewonnen:

Ein einem frisch getödteten schwarzen Kaninchen entnommenes Auge wurde in doppelt chromsaurem Kali durch mehrere Monate gehärtet. Dann wurde dasselbe wiederholt in Wasser ausgewaschen und in Carminlösung in toto gefärbt. Nach nochmaliger Abwaschung wurde es entweder makroskopisch in einem Schälchen mit Spiritus präparirt oder es wurde behufs Erlangung von Schnittserien mit Leimglycerin durchtränkt, von Neuem in grossen Quantitäten von absolutem Alkohol gehärtet, endlich auf dem von mir angegebenen Mikrotom geschnitten. (Die genaueren Angaben über dies Verfahren finden sich Arch. f. Psychiatrie 1876 in einem Aufsatze zur Kenntniss des Bindegewebs des Centralnervensystems.) Zur Gewinnung von totalen Meridional-Schnitten durch die vordere Augenhälfte (wie Fig. 4 a und 4 b) wurde das mit Leimglycerin durchtränkte und in absolutem Alkohol erhärtete Auge im Aequator halbirt; dann wurde die vordere Augenhälfte mit der Cornealfläche nach unten in ein Schälchen mit Spiritus gebracht, so dass die hintere Linsenkapsel nach oben sah. Jetzt wurde letztere mit einer scharfen Staarnadel eingerissen und die Linse von hinten her entbunden. Die vordere

Linsenkapsel, Zonula-Ansatz und das Verhältniss desselben zur Iris-Unterfläche bleiben auf diese Weise in ihrer Lage erhalten. Entfernt man die Linse nicht aus ihrer Kapsel, so setzt sie wegen ihrer allzu grossen Härte beim Schneiden Scharten ins Messer und macht die Erlangung feiner Durchschnitte unmöglich. Die von der Linse befreite vordere Augenhälfte wurde darauf meridional durchschnitten, die eine Hälfte eingebettet und parallel der meridionalen Schnittfläche in Querschnitte zergelegt.

Fig. 1. Stück der Glaskörperoberfläche, mit einer den Endothelien gleichenden Zellbedeckung versehen. Schieck Oc. O. Obj. 7 a t.
- b Vacuolen.
- c dunklere Massen vom Colorit der Reste des Blutkörperchen-Pigments.

Fig. 2. Dunklere netzförmig angeordnete Züge an der Oberfläche des Glaskörpers, möglicherweise Axencylinderverzweigungen der Sehnervenfasern. Schieck Oc. O. Obj. 7 a t.

Fig. 3. Strucktlurlose fein zerstäubte Glaskörperoberfläche untermengt mit weissen Blutkörperchen ähnlichen kernhaltigen Gebilde b und kernlosen dunkelrothen Kugeln c. Schieck Oc. O. Ob. 7 a t.

Fig. 4 a. Meridionalschnitt durch die vordere Hälfte eines Kaninchenauges mit erweiterter Pupille. Schieck Oc. O. Obj. 5 a t.
- A z Durchschnitt durch den scleralen Ansatzring der Chorioidea.
- b f Basalfalte.
- x e Insertion der Zonula an die Linsenkapsel.
- z y Einspringender Zonula-Zahn an der Abfallstelle der Retina in die ora serrata.
- e scharfe Kante zwischen hinterem und vorderem Theil der Ciliarkörper-Unterfläche.
- c a i m grosser Arterienzirkel.
- x Kreisfalten.
- v Vorfalten.
- z Randzone.
- c Cornea.
- c n Conjunctiva beim Uebergang auf die Cornea.
- s c R Ende des Supra-Chorioideal-Raumes.
- s t R Ende des Supra-Tapetal-Raumes.
- p A H Ende der primären Augenblasenhöhle und Beginn der Verwachsung zwischen Ciliarepithel und Tapetum.
- t r Tenonsche Räume.
- s e subepithelialer Nervenplexus der Cornea im Querschnitt.
- m T Merkelsche Tastzellen.
- a m Augenmuskel im Quer- und Längsschnitt.
- a s Sehne eines Augenmuskels im Querschnitt.
- s c l Sclera.
- p l r postlenticularer Raum.

g Grundfalte.
o Ora serrata retinae.

Fig. 4b. Meridionalschnitt durch die vordere Augenhälfte mit verengerter Pupille. Die Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie Fig. 4a.
g Grundfalte.

Fig. 5. Meridionalschnitt durch den Glaskörper eines Kaninchenauges. (Natürliche Grösse.)
c l a vordere Linsenkapsel.
c l p hintere Linsenkapsel.
m p festere Begrenzungsschicht des Glaskörpers nach vorn gegen den hier künstlich erweiterten postlenticulären Raum p l.
x ist ein Raum, der sich öfters in der hintern Glaskörperhälfte zeigt (hinterer Glaskörperspalt beim Menschen).
m l h linea limitans hyaloidea.
a innerer Ring auf der Vorderfläche der Linsenkapsel, zeigt die mittlere Pupillenweite an.
b äusserer Ring ebendaselbst, zeigt die grösste Erweiterungsbreite der Pupille an.
z c Zonula ciliaris.

Fig. 6. Dieselbe Glaskörperhälfte von aussen gesehen (Natürliche Grösse).
a wie in Fig. 5.
o r ora serrata Retinae.

Fig. 7. Zonulafaltenkranz bei retrahirter Iris (5malige Vergrösserung).
a u. b wie auf Fig. 5.

Fig. 8. Ansatz der Zonula an die vordere (c l a) und hintere Linsenkapsel (c l p) von der Seite gesehen.

Fig. 9. Zonulafalten z f bei starker Vergrösserung. Schieck Oc. O. Obj. 9 a i e t.
l a inneres }
i a mittleres } Drittel der Zonulafalten.
b a äusseres }
l Linsenrand.

Fig. 10. Unterfläche der Iris bei verengerter Pupille circa 3 mal vergrössert.
z glatte Randzone dicht am Pupillarrand p r.
v Vorfalte.
v' Nebenvorfalte.
x Kreisfalte.
e vorspringender Rand zwischen Grundfalte g und corpus ciliare a.
s c l Sclera.
s c R Supra-Chorioideal-Raum.
ch Chorioidea.
o ora serrata.
f grosser Arterienzirkel der Iris.

g' Nebengrundfalte.
c Cornea.
g Grundfalte.
c c Corpus ciliare.

Fig. 11. Unterfläche der Iris bei erweiterter Pupille 3 mal vergrössert. Buchstaben wie in Fig. 10.

Fig. 12. Unterfläche der Iris bei mittlerer Pupillarweite 3 malige Vergrösserung. Buchstaben wie in Fig. 10.

Fig. 13. Meridionalschnitt durch die vordere Augenhälfte mit erweiterter Pupille.

1) stratum pigmentosum
2) „ vasculare
3) „ intervasculare
4) choriocapillaris
} Schichten der Chorioidea.

5) Bruch'sche elastische Membran der Chorioidea.
6) supratapetaler Raum.
7) Basal-Falte.
8) Verbindungsgefäss zwischen den Chorioideal-Venen des stratum vasculare und den Iris-Venen.

v Die Venen
a Die Arterien
} der Chorioidea.

m c musculus ciliaris.
i z Iriszähne.
c a i m circulus arteriosus iridis major.
c S canalis Schlemmi.
l i p ligamentum iridis pectinatum.
o ora serrata.
e vorspringende Kante auf der Grundfalte.
x Kreisfalte.
v Vorfalte.
z Randzone.

Fig. 13 ist eine naturgetreue Copie der Ciliarfalten und des Irisquerschnittes, während Fig. 4 a einen ähnlichen Schnitt in geringfügigem Grade schematisirt darstellt, um die Details besser einzeichnen zu können.

Fig. 14. Choriocapillaris von der Innenfläche der Chorioidea. Schieck Oc. O. Obj. 7 e t.

Fig. 15. Flächenansicht der Chorioidea von oben. Schieck Oc. O. Obj. 7 e t.

Fig. 16. Linse von ihrer Kapsel befreit bei verengerter Pupille. circa 3 mal vergrössert.

Fig. 17. Pigmentzellen der oberen pigmentirten Irishälfte nahe an der Grenzlinie e gegen die untere unpigmentirte Irishälfte. Schieck Oc. O. Obj. 9 à im. e. t.

Fig. 18. Tangentialschnitt der Iris. Schieck Oc. O. Obj. 3 e t.

g grosse Grundfalten.

g' Nebengrundfalten.
i z Iris-Zähne.
c t unterer Abschnitt der Ciliarthäler.
c t' oberer Abschnitt der Ciliarthäler.
l vordere Linsenkapsel.
z Zonula-Material.

Fig. 19. Tangentialschnitt durch die Iris mehr nach innen gelegen als Fig. 18. Schieck Oc. O. Obj. 1 e. t.
g Grundfalten, zum Theil mit Nebenfalten.
c t Lücken, den Ciliar-Thälern entsprechend, die aber nicht mehr mit Zonulamasse, sondern mit Kammerwasser erfüllt sind.
c a i m circulus arteriosus iridis major.
l vordere Linsenkapsel.
z o Zonula-Masse.
s p h p Sphincter pupillae, längs getroffen.
v Vorfalte.
x Kreisfalte.
r Einbiegungsstelle der vorderen Linsenkapsel durch die höchste Convexität der Grundfalte.

Fig. 20. Eine Merkel'sche Tastzelle im untern Stratum des Cornea-Epithels. Schieck Oc. O. Obj. 9 a i.

Fig. 21. Querschnitt durch den Ciliarkörper. Schieck Oc. O. Obj. 7 e t.
x rundliche Lücken zwischen Ciliarkörperparenchym und dem Tapetum-Epithel.

Fig. 22. Längsschnitt durch eine Ciliarfalte. Schiek Oc. O. Obj. 7 e t.
x rundliche Lücken zwischen Tapetum-Epithel und Grenze des Stromas des Ciliarkörpers.

Fig. A. Horizontalschnitt durch die Augenanlage eines Kaninchenembryo's von 8 mm Körperlänge. Schieck Oc. O. Obj. 5 Photographie.
x v Mihalcovicz'sche Körperchen in dem Innern der Linsenanlage l.
c v Glaskörper.
r Netzhaut.
z Lücke zwischen Retina und Glaskörper zur Anlage der Kittmasse bestimmt.

Fig. B. Dasselbe vom 2 cm langen Kaninchenembryo. Schieck Oc. O. Obj. 1 Photographie.
c f Ciliarfalte.
p o Papillarfalte.
c v Glaskörper.
g g Ganglion Gasseri.
ch Chorda-Ende.
m o medulla oblongata.
e t h Os Ethmoidale.
h y Hypophysis Cerebri.

b o Riechkolben. n o Sehnerv.
z Zwischenkittmasse zwischen Gläskörper und Retina.
R b Rathke'sche Schädelbalken.

Fig. C. Erwachsenes Kaninchen. Schnitt durch Retina und Glaskörper. Schieck Oc. O. Obj. 7 a. t.
l r limitans retinae.
l h limitans hyaloidea.
z Kittmasse zwischen Glaskörper und Netzhaut.
c f Sehnervenfaser die in eine Ganglienzelle der Netzhaut einmündet.
a k äussere Körnerschicht.
R f Radialfasern.

Fig. D. Durchschnitt durch die vordere Augenhälfte eines neugebornen Kaninchens. Schieck Oc. O. Obj. 7 e. t.
o s t ora serrata.
b f Grundfalte.
c f Glaskörper.
c e Ciliar-Epithel.
v a Vordere Augenkammer.
c cornea.
h a Spalt zwischen membrana pupillaris m p und vorderer Linsenkapsel m c.
o s vordere Fortsetzung, u s hintere Fortsetzung des Spaltes h a.
v Verbindungshaut zwischen vorderer Linsenkapsel und pupillar membran (Membrana capsulo pupillaris von Henle und Reich).
i Iris.
r Netzhaut.
n f Nebenfalte.
z secundär entstandener Spalt zwischen Pupillarrand der Iris und Membrana capsulo pupillaris.
y Abtrennungspunkt der Zonula von der Irisunterfläche.

Fig. E. Horizontal-Schnitt durch die obere Hälfte des linken Auges eines Kaninchenembryo's von 8 cm Körperlänge von unten gesehen, 5 malige Vergrösserung. Linse und Glaskörper sind entfernt um die Retinafalten zu zeigen.
w Ciliarberge.
t Ciliarthäler.
v s vorderer Schenkel } des Ciliarkörpers c c.
h s hinterer Schenkel } des Ciliarkörpers c c.
o s ora serrata.

Fig. F. Untere Augenhälfte desselben Embryo von oben gesehen. Buchstaben ebenso wie in Fig. E. Vergrösserung dieselbe.

Die Histogenese der Retina nebst vergleichenden Bemerkungen über die Histogenese des Central-Nervensystems.

Von

Dr. **Ludwig Löwe**

in Berlin.

Hierzu Taf. XXXVII.

Die letzten Jahrgänge der histologischen Literatur, welche hier allein berücksichtigt werden sollen, haben eine wesentliche Bereicherung unserer Erkenntniss der Retinastruktur gebracht. Aus der durch das Zusammentragen werthvoller Detail-Beobachtungen hervorgegangenen Anhäufung von Thatsachen hat sich allmälig als Hauptfortschritt die zuerst von Henle (Handbuch) und von Schwalbe (Artikel Retina in Graefe und Saemisch's Handbuch) ausgesprochene Thatsache herauskrystallisirt, dass die Retina nicht in einen nervösen und einen bindegewebigen Theil zerlegt werden müsse, sondern dass dieselbe in einen epithelialen und einen cerebralen Abschnitt zu sondern sei. Schwalbe lässt die Neuroepithelschicht (Henle's musivische Schicht) aus den Stäbchen, Zapfen und äusseren Körnern zusammengesetzt sein, während der cerebrale Antheil aus den übrigen Retinaschichten besteht. In Uebereinstimmung hiermit sondert Krause (die Nervenendigung in der Retina, Arch. f. mikr. Ant. B. XII p. 742) die Retina aller Wirbelthiere in 5 Schichten, deren äusserste (die sogenannte Licht- und Farbenzellen-Schicht) dem Schwalbe'schen Nervenepithel entspricht, während die übrige Netzhaut aller Wirbelthiere dem cerebralen Netzhauttheil Schwalbe's correspondirt und aus folgenden 4 Schichten:

1) Körnerschicht (innere Körnerschicht Max Schultze),
2) granulirte Schicht,
3) Ganglienzellenschicht,
4) Opticusfaserschicht, zusammengesetzt ist.

Gegen die nervöse Schicht wird die epitheliale durch die membrana fenestrata (Max Schultze's Zwischenkörnerschicht) abgegrenzt. Letztere ist genetisch das zu Tage tretende Bindegewebe (Neuroglia) der nervösen Schicht und mit den Neurogliazellen jener gefensterten Membran stehen die Stäbchenzellen und Zapfenzellen im Zusammenhang.

Ebenso wie Krause betrachtet auch Hannover (Ojets Nethinde, en histologisk, historisk-kritisk og physiologisk Undersögelse. med 6 Tavler, Kjöbenhavn. Vidsk. Selsk. Skv. V Rakke naturv. og math. Afd. XI 2 f.) die äussere granulirte Schicht (Krause's membrana fenestrata) als eine vollständige Scheidewand zwischen epithelialem und nervösem Antheil der Netzhaut und nennt sie deshalb membrana intermedia. W. Müller (über die Stammentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere, Festgabe an Carl Ludwig, Leipzig 1875) rechnet die äussere granulirte Schicht zum epithelialen (nach Müller Ectoderm) Theil der Netzhaut, betrachtet dieselbe aber nicht als eine vollständig trennende membranöse Scheidewand, sondern als feinfaserige Neuroglia. Den cerebralen (nach Müller Neuroderm-) Theil der Netzhaut lässt Müller nicht mit den inneren Körnern beginnen, sondern beschreibt unter der äusseren granulirten Schicht noch eine Lage sogenannter „tangentialer Fulcrum-Zellen."

Neben der Controverse über die Eintheilung der Netzhaut geht noch zweitens eine prinzipielle Discussion über die Frage nebenher, ob Elementartheile, besonders Opticusfasern und Ausläufer der Müller'schen Radialfasern von dem nervösen Theil der Netzhaut zu dem epithelialen ziehen oder ob beide Theile vollständig von einander getrennt sind. Diejenigen Autoren, welche der ersteren Anschauung huldigen (H. Müller, M. Schultze, Schwalbe l. c., W. Müller l. c., Merkel „Ueber die menschliche Retina," Arch. f. Ophthalmologie XXII. B; IV. Abth.), betrachten consequenter Weise die Stäbchen und Zapfen als die eigentlich percipirenden Nervenenden, in denen die Lichtbewegung in Nervenerregung umgesetzt wird, während die Anhänger der anderen Anschauung (W. Krause l. c. und Hannover l. c.) die ganze epi-

theliale Schicht für einen reinen dioptrischen Zwecken dienenden Apparat erklären und die Opticus-Endigung in den cerebralen Antheil der Retina verlegen.

Eine ganz eigene Stellung in Bezug auf die Frage nach der Opticusendigung nimmt C. Emery (la terminazione del nervo ottico nella Retina dei Batracii Urodeli. Atti della Soc. Itali. di scienze naturali XVIII, 1876. 5. A. 12 Stn. 8° 1 T.) ein. Nach diesem Autor treten die Opticusfasern zunächst in Continuität mit beiden Körnerschichten. Diese dürfen nicht als gleichwerthig angesehen werden, sondern es verbinden sich (wenigstens bei den geschwänzten Batrachiern) die Elemente der beiden Schichten mit zwei verschiedenen Arten von Endorganen. Die äusseren Körner stehen durch einen peripheren Fortsatz mit den Stäbchen und Zapfen in Verbindung. Dagegen entsenden die inneren Körner peripherische Fortsätze, die in besonderen Organen endigen, welche zuerst von Landolt bei Salamandra und Triton beschrieben und kolbenförmige Körper genannt worden sind. Diese Gebilde ragen aus dem Stützgewebe der Zwischenkörnerschicht zwischen den Körnern des Stratum granulosum externum empor und endigen nahe der limitans externa mit einer (mitunter auch zwei) kolbenförmigen Anschwellung. Durch Osmiumsäure werden sie sehr intensiv gefärbt.

Die letzte principielle Streitfrage endlich betrifft die Natur des die Retina durchziehenden Stützgewebes. M. Schultze hat Letzteres für bindegewebig erklärt. Schwalbe l. c. und W. Müller l. c. betonen dagegen die Abstammung desselben aus den Elementen der embryonalen Augenblase, also aus dem Ectoderm (weshalb es W. Müller auch mit einem besonderen Namen, dem des Fulcrums belegt). W. Müller giebt hierbei eine Darlegung seiner allgemeinen Auffassung des Centralnervensystems, welche wegen der Wichtigkeit der darin niedergelegten Anschauungen für die Histiogenese der Netzhaut hier in extenso mitgetheilt werden soll. Nach Müller muss man im ganzen Gehirn und Rückenmark aller Wirbelthiere ebenso wie in der Netzhaut einen epithelialen und einen cerebralen Antheil unterscheiden. Der Erstere wird durch die Epithelauskleidung der Gehirnventrikel und des Centralkanals des Rückenmarks repräsentirt. Er stammt aus dem bei der embryonalen Centralnervensystembildung abgeschnürten Theile des äusseren Keimblattes. Dieser Theil liefert ausser den Epithelzellen noch jene eigene zweite nur dem Centralnervensystem zugehörige Bildung, welche Müller den cere-

bralen Antheil des Centralnervensystems nennt und welche dieser Autor wiederum nach 2 Richtungen hin zerfallen lässt. Einmal nämlich in Ganglienzellen, zweitens in graue moleculare Substanz, das sogenannte Fulcrum. Müller denkt sich die Entstehung dieses Fulcrums dadurch verursacht, dass ein Theil der cerebralen Zellen Fortsätze erhalte, welche eine Intercellularsubstanz, das sogenannte Neurospongium abscheiden. Diese Zellen nennt Müller deswegen Spongioblasten.

Die Ganglienzellen haben nach Müller im Allgemeinen zweierlei in verschiedenen Bezirken sich verbreitende Fortsätze, während die Spongioblasten ihre Fortsätze immer in ein und demselben Bezirk verbreiten. Die eine Art der Ganglienzellen-Fortsätze, identisch mit den bekannten Deiters'schen Protoplasma-Fortsätzen, lässt Müller nur in dem zugehörigen Neurospongialbezirke sich ausbreiten, die andere aber, die wirklichen Axencylinderfortsätze, lässt Müller sowohl zu entfernteren Provinzen des Centralnervensystems, als auch sogar in andere Körpergegenden treten. Soll ein Axencylinderfortsatz mit einem Ganglienzellenfortsatz in Verbindung treten, so geschieht dies auf die von Gerlach (Stricker's Handbuch) und Boll (Histolog. und Histogen. d. Centralnervensystems, Archiv f. Psychiatrie, 1872) erachtete Weise, indem die Ausläufer von Ganglienzellen entfernter Bezirke des Centralnervensystems oder des Körpers überhaupt in das Neurospongium bestimmter Bezirke eintreten und sich mit den Protoplasmafortsätzen, der dem Bezirk angehörigen Ganglienzellen verbinden. Das Neurospongium spielt dabei lediglich die Rolle einer Stütze oder eines Isolators (Jastrowitz, Archiv für Psychiatrie 1871), die Uebertragung selbst leitet sich direkt zwischen dem Protoplasma der Ganglienzellen fort.

Hiermit ist dasjenige beendet, was Allgemeines über die Literatur der Netzhaut der letzten Jahre anzuführen ist.

Die embryonale Entwicklung der gesammten Retina der Säugethiere ist bis jetzt nur in der aus meinem Laboratorium hervorgegangenen Doctor-Dissertation von Würzburg (Arch. Knapp und Moos 1876) berücksichtigt. Da die Resultate Würzburgs sich nur auf wenige Stadien der Retina-Entwicklung erstrecken, so sind sie in den Text der folgenden Beschreibung aufgenommen worden. Alles was man sonst über Netzhautentwicklung besitzt, betrifft entweder

nur einzelne Schichten derselben oder behandelt niedere Wirbelthiere. So existirt in letzterer Beziehung über die Vogel- und Frosch-Retina eine ausführliche und für die Zeit, in der sie entstanden ist, ausgezeichnete Arbeit von Babuchin (Vergleichende histologische Studien. Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschr. V, 1864). Im ersten Stadium soll nach Babuchin die Retina der Vögel aus einer einfachen Lage von radiär angeordneten Zellen bestehen, deren Kerne in verschiedener Höhe gelagert sind, so dass mehrfache Schichtung vorgetäuscht werden kann. Aus dieser Uranlage sollen sich zuerst die Müller'schen Fasern durch Auswachsen nach zwei Richtungen hin differenziren und durch Zusammenfluss ihrer inneren Abschnitte zur membrana limitans interna formiren. Dann soll die innere Schicht der radiären Urelemente der Retina sich durch Theilung von den äusseren Abschnitten derselben Anlage sondern und der abgesonderte Theil soll zur Ganglienzellenschicht werden. Drittens soll die Nervenfaserschicht zum grössten Theil durch Auswachsen der Ganglienzellenfortsätze gebildet werden. Es wären somit also bereits differenzirt: 1. die Müller'schen Fasern mit 2. membrana limitans interna, 3. Ganglienzellen, 4. Nervenfaserschicht. Aus dem Reste der Uranlage sollen dann die übrigen Schichten (Körnerschichten und Molecularschicht) durch gesteigerte Theilung der Zellen sich bilden. Die Sonderung in diese Schichten soll am hintern Theil der Augenblase beginnen und sich nach vorn sehr schnell fortsetzen. Die Membrana limitans externa betrachtet Babuchin im Wesentlichen als optischen Ausdruck der Grenzen der Zwischensubstanz der Retina und der Endigung der Müller'schen Fasern.

Götte (Entwicklung der Unke) schildert die Histogenese der Retina im Wesentlichen so wie Babuchin.

Andere Arbeiten über die gesammte Netzhautentwicklung existiren nicht. Was die Entwicklung der einzelnen Schichten anbetrifft, so existiren über die Stäbchen und Zapfen folgende Angaben Max Schultze's (Strickers Lehrbuch). Beim Hühnchen sprossen zwischen dem 7.—10. Tage der Bebrütung kleine halbkuglige Höcker über die limitans externa hinaus. Sie sind die Anlagen der Stäbchen und Zapfen; indem dieselben an Länge und Dicke zunehmen, bildet sich erst das Innenglied, später das Aussenglied. Am 18. Tage der Bebrütung bilden sich in den Zapfen die gleich von Anfang an farbigen, zuerst sehr kleinen Oelkugeln. Be-

merkenswerth ist noch, dass beim Hühnchen Stäbchen und Zapfen von vornherein als wohl unterscheidbare Gebilde auftreten und dass die Zapfen, anfangs dünner als die Stäbchen, sehr bald weit dicker werden als die letzteren. Auch Babuchin giebt an, dass Stäbchen und Zapfen beim Frosch durch Auswachsen der Substanz der äussern Körner entstehen. (Götte l. c. dagegen beschreibt sie als blasige Enden länglicher Zellen und führt sie auf seine sogenannten „Umbildungskugeln" zurück.) Gleiche Angaben wie Babuchin macht Schenk für die Fische. Nach Max Schultze, Babuchin und Schenk ist also der Vorgang der Stäbchen- und Zapfenbildung eine einseitige Ausscheidung einer vom Zellprotoplasma verschiedenen Substanz, die wenigstens bei den Aussengliedern und bei den lichtbrechenden Körpern der Innenglieder sicher den Cuticular-Bildungen zugerechnet werden muss. Hensen vertrat eine Zeit lang die Meinung, dass sich die Stäbchen im äussern Theil ihrer Substanz gleichzeitig mit dem Pigment aus dem äusseren Blatte der primären Augenblase entwickeln, doch hat Hensen später diese Ansicht aufgegeben. Beim Kaninchen sollen nach Max Schultze und Steinlin die Stäbchen und Zapfen erst nach der Geburt sich entwickeln und ein ähnliches Verhältniss für alle blindgeborenen Thiere statuirt werden.

Der einzige Autor, welcher die Ausbildung der Stäbchenschicht an den Anfang der Retina-Entwicklung hinstellt, ist Remak. Auch Krause (membrana fenestrata p. 33) findet, dass sich bei Neugeborenen die Existenz von Stäbchen und Zapfen leicht darthun lasse. Die Entwicklung der anderen Schichten der Netzhaut ist bis jetzt in den Details noch nicht verfolgt.

Ich gehe nunmehr zu meinen eigenen Untersuchungen über, und beginne mit der Schilderung der Retina eines Kaninchenembryo's von 3—4 mm Körperlänge Fig. 1. Dieselbe entspricht der Fig. A der vorhergehenden Arbeit. Gegen die primäre Augenblasenhöhle ist die Netzhaut durch eine scharfe Grenzlinie l e abgegrenzt. Man hat letztere bis jetzt immer für die Anlage der membrana limitans externa Retinae erklärt. Dies ist nicht richtig. Sie stellt vielmehr diejenige Linie dar, in der auch beim Erwachsenen die Netzhaut nach Aussen abschliesst; nur ist bei Letzterem die Linie l e nicht mehr continuirlich, sondern in Folge einer sekundären Zerklüftung der äussersten Netzhautschichten und consecutiver Ungleichheit der Stäbchen und Zapfen in einzelne Pünktchen aufgelöst. Die Linie l e

ist das Homologon jener bekannten cuticula interna, durch welche der caanlis centralis der embryonalen Medullarröhre sich gegen das Ependymstratum abgrenzt (siehe Fig. J. c i).

Die eigentlichen Embryonalzellen der Retina, Fig. 1, sind verhältnissmässig gross, länglich rundlich mit mächtigem Kerne und schmalem Protoplasmasaum, sie liegen an der Papille in circa sechsfacher Mächtigkeit unregelmässig übereinander. Ihr Kern birgt zahlreiche kleinere Kernkörperchen. Bei starker Vergrösserung erkennt man, dass letztere der optische Ausdruck eines den ganzen Kern durchsetzenden Fadennetzes sind. (Eimer.)

Ausser den oben beschriebenen Zellformen kommen in der Retina, Fig. 1, noch 2 andere Arten von Elementen vor. 1) sehr spärliche dunkele, unregelmässig verstreute Körperchen, Fig. 1 (x). 2) sogenannte geklärte Elemente, Fig. 1 (h g) (Eichhorst Entw. d. Rückenmarks, Virchows Arch. 1875). — Grosse helle Blasen mit excentrisch gelegenem Siegelringartig aufgesetztem Kern, was den Gebilden eine entfernte Aehnlichkeit mit Fettzellen verleiht.

Zwischen den embryonalen Zellen der Fig. 1 finden sich überall deutlich ausgebildete Kittleisten (J. Arnold Virchows Arch. 1875). Sie hängen nach oben continuirlich mit der äussern Begrenzungshaut zusammen. Da wo die Retinazellen etwas von einander abweichen, treten sie in Form kleiner dreieckiger Anschwellungen, Fig. 1 (z) zu Tage.

In den Kittleisten, manchmal auch in den Zellen selbst, liegen kleine dunkele homogene Kügelchen, besonders am innern Rande der Netzhaut und Ein Stratum mehr nach aussen hinter der ersten Zellreihe der Retina. An einigen Kügelchen lässt sich ein ganz feines Spitzchen beobachten.

Das nächstfolgende Stadium der Netzhaut Fig. 2, einem Embryo von 4—5 mm Körperlänge entnommen, besteht ausser den Tapetumzellen (t) des hinteren Blattes der secundären Augenblase in der Nähe der Sehnerven-Papille von aussen nach innen gezählt aus folgenden 4 Schichten: 1) aus der Grenzlinie l o, 2) aus einer an manchen Stellen discontinuirlichen Schicht heller Elemente h g, 3) aus einer Schicht kleiner dunkler rundlicher Elemente u, 4) aus einer undeutlich längsfasrigen Grenzschicht f. Das Tapetum t ist eine einzeilige Lage kleiner kernhaltiger noch unpigmentirter Würfelepithelien, von denen Zelle dicht bei Zelle, nur durch eine schmale Kittleiste getrennt, liegt. Zwischen dem Tapetum t und der eigent-

lichen Netzhaut findet sich ein schmaler Spalt — der Rest der primären Augenblasenhöhle — p a h. Derselbe ist an Präparaten aus doppeltchromsauren Kali meist mit einer geringen Quantität eines Flüssigkeitsgerinnsels erfüllt.

Die eigentliche Netzhaut beginnt ebenso wie im vorigen Stadium mit der Grenzlinie l e. Nach innen folgt derselben eine öfters discontinuirliche einzeilige Lage geklärter Elemente, Fig. 2 (g h). Dieselbe ist durch Metamorphose der äussersten Zellreihe, Fig. 1, gebildet. Sie stellt die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen dar, die mithin — entgegen den meisten bisherigen Angaben — bei den Säugethieren von allen Retina-Elementen die am frühesten gebildeten sind. Sie sind nicht cuticulare Ausscheidungen, sondern metamorphosirte Zellen. Sie sind noch nicht in einzelne nebeneinander gelegene Territorien zerfallen, sondern bilden einen oft unterbrochenen einzeiligen blassen homogenen glashellen Saum um die Netzhaut, dessen frühere zellige Zusammensetzung man noch deutlich an einer Radiärstreifung erkennt. Die Kerne dieses Stratums sind bereits verloren gegangen.

Das folgende Stratum, Fig. 2 (u), besteht aus radiär angeordneten Rundzellen (Uranlagezellen Würzburg). Dieselben bilden sämmtliche definitive Lagen der Netzhaut, natürlich mit Ausnahme der schon bestehenden Stäbchen und Zapfenaussenglieder. Sie sind halb so gross und doppelt so zahlreich als die Zellen der Fig. 1, also offenbar aus Zweitheilung der letzteren hervorgegangen. Ihr ganz schmaler heller homogener Zellleib umschliesst einen dunklen Kern. Zwischen je zwei aneinander stossenden Zellen Längsreihen ist eine Längsleiste von Kittsubstanz gelegen. Nach unten ist die Zelllage u nicht gradlinig gegen die Schicht f abgesetzt, sondern sendet stellenweise einzelne vorspringende Elemente in letztere hinein.

Die Schicht f ist eine glashelle homogene Masse, in der man eine radiäre Streifung nur undeutlich wahrnehmen kann und die in festonartigen Zacken gegen den Glaskörper hin abgegrenzt ist. An manchen Stellen, f', nimmt sie die Beschaffenheit embryonaler Nervenfasermassen an, indem sie sich als ein Netzwerk dunkler gerad verlaufender Fädchen mit sehr engen Maschen darstellt, die in eine ganz fein punktirte Masse eingebettet sind, und an deren Knotenpunkten kleine Körnchen liegen. Wo dies der Fall ist, ist die innerste Zelllage der Schicht u etwas dunkler und senkt vom Kern aus feine spitze Fortsätze in die Embryonalfaserlage hinein.

In dem nun folgenden Stadium, Fig. 3, einem Kaninchenembryo von 2 cm Körperlänge entnommen, besteht die Netzhaut, abgesehen von dem Tapetum t 1) aus der Grenzlinie l e, 2) aus der Lage der Stäbchen und Zapfenaussenglieder h g, 3) aus einer äussern Lage dunkler Elemente, dem Reste der Uranlagezellen der Retina u, 4) aus einer Lage heller Elemente m s, 5) aus einer innern Lage dunkler Elemente g, 6) aus der Faserschicht f. Der Hauptunterschied des Stadiums Fig. 3 dem Stadium Fig. 2 gegenüber besteht mithin in dem Zerfall der in letzterer Fig. gleichartigen Schicht u in die drei Lagen u — m s und g, Fig. 3, welcher dadurch zu Stande kommt, dass sich ungefähr in der Mitte der ursprünglichen Schicht die Zellen etwas klären, während sie im innern und äussern Bezirk eine erhöhte Aufnahmefähigkeit für Farbstoffe bewahren. Das Tapetum t ist an der Irisfalte (Würzburg) am höchsten, an der Papilla nervi optici am niedrigsten (17 μ). Es besteht im ganzen Netzhautumfange aus einer einfachen Schicht kernhaltiger Zellen, deren Protoplasma von Pigmentkörnchen durchsetzt ist, welche namentlich stark an dem gegen die primäre Augenblasenhöhle p a h hingewendeten Ende der Zellen angehäuft sind. Auch in den Kittleisten zwischen den Tapetumzellen finden sich reichliche Mengen von Pigment. Letzteres hat nicht die Stäbchenform, welche es im erwachsenen Auge besitzt, sondern es besteht aus runden nur einen Bruchtheil eines μ messenden Körnchen. Stellt man auf die einzelnen Körnchen genau ein, so erscheinen sie in der Mitte hell, am Rande dunkel, schraubt man etwas höher, so taucht in Mitten des hellen Centrums ein dunkles Pünktchen auf.

Die Schicht h g besitzt noch dieselben Eigenschaften wie in Fig. 2.

Die Schicht dunkler Körperchen u besteht — ebenso wie in Fig. 2 — aus einer homogenen Grundsubstanz, in der rundliche Körper von 3 μ Durchmesser zu 5—6 hintereinander eingebettet sind. 4) Die folgende Schicht, Fig. 3 m s, ist aus einer zweifachen Lage blasser durch Helligkeit ausgezeichneter Körner mit deutlichem Kern und vielen Kernkörperchen gebildet. Diese Schicht hat in der Nähe der Papille eine Breite von 56 μ, von da an gegen die Ciliarfalte nimmt sie allmälig ab.

An diese Schicht stösst nach innen 5) eine aus 2—3 hintereinander gelegenen Zellen bestehende Lage dunkler Körner, Fig.

3 g, mit schönem grossen scharf conturirten Kern und Kernkörperchen.

Was die Bedeutung der einzelnen Schichten u—m s—g, Fig. 3, anbetrifft, so lehren spätere Stadien, dass aus der Schicht u die Stäbchen und Zapfeninnenglieder, sowie die äussern und innern Körner hervorgehen, während das Stratum m s zur Bildung der innern Molekular-Lage die dreizeilige Schicht g zur Ganglienzellenschicht M. Schultze's (Ganglion opticum W. Müller) wird.

Den innern Abschluss der Netzhaut bildet in Figur 3 ebenso wie im vorigen Stadium die Masse f. Sie ist jetzt deutlich aus feinen, kurzen, starren in der Längsrichtung der Retina gradlinig verlaufenden Fasermassen zusammengesetzt, die in der Nähe der Papille die Netzhaut auf ca. 8 μ überragen. Die Dicke der ganzen Retina ist in diesem Stadium am Sehnerveneintritt 195 μ (ohne den nervus opticus). Gegen die Ciliarfalte hin nimmt sie allmälig ab, so dass sie an der ora nur noch 56 μ misst. Alle Elemente der Netzhaut in dem Stadium Fig. 2 liegen in ziemlich deutlich ausgeprägten Radiärreihen hintereinander. Zwischen je 2 Längszellenreihen bleibt eine Kittleiste frei, die sich continuirlich durch die ganze Netzhautbreite erstreckt und in der sich jetzt schon hin und wieder feine Fäserchen r f die eigentlichen Anlage der Radialfasern bemerkbar machen. An der ora serrata hören sämmtliche Netzhautschichten mit Ausnahme der Schicht u auf. Auch diese wird allmälig niedriger. Eine Andeutung der Radiärfasern sowie der Stäbchen und Zapfenaussenglieder h g erhält sich noch eine Zeitlang, bis an der Iriswurzel die ganze Retina auf eine einzige Zelllage reducirt ist.

In dem vierten Stadium Fig. 4, welches einem neugebornen Thiere entnommen ist, besteht die Retina — abgesehen vom Tapetum t — aus folgenden 10 Schichten: 1) der Grenzlinie l e, 2) der hellen Lage h g (den Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen), 3) einer 2—3fachen Reihe dunkler Elemente s z, aus der sich die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen hervorbilden. Darunter folgt durch 4), einen ganz dünnen hellen Strich, die membrana limitans externa m l e getrennt, 5) der noch ca. 10 Körner hohe Rest a k der Uranlagezellen der Retina. Aus diesem Rest geht die äussere Körnerschicht hervor.

Auf die Schicht a k folgt 6) nach innen ein hellerer Strich s t i. Derselbe deutet das beim Menschen weit stärker ausgebildete stratum intergranulosum an.

Daran schliesst sich 7) eine 2—3 Zellen hohe Lage dunkler Elemente i k, die innere Körnerschicht.

An sie grenzt 8) ein Stratum fein molekularer Substanz m s (die innere granulirte Schicht Max Schultze's oder das Neurospongium W. Müller's).

Den Beschluss macht 9) die Ganglienzellenlage g und 10) die abschliessende innere fasrig molekulare Lage f. Die Netzhaut eines neugebornen Kaninchens, Fig. 4, unterscheidet sich von der eines 2 cm langen Kaninchenembryos Fig. 3 hauptsächlich durch eine weitere Differenzirung der Schicht u, indem dieselbe in 4 Schichten, nämlich in die Stäbchen, und Zapfeninnenglieder, in die äussere Zwischen-, und innere Körnerlage, zerfallen ist.

Damit ist der Aufbau sämmtlicher Netzhaut-Schichten vollendet, wenngleich letztere noch nicht ihre endgültigen histologischen Charactere erlangt haben. Namentlich gilt dies von den Stäbchen und Zapfeninnengliedern, deren Entwicklung erst ca. 6 Wochen bis 2 Monate nach der Geburt vollendet ist und desshalb erst bei Besprechung dieses Stadiums in Betracht gezogen werden soll. Die erste Andeutung der membrana limitans externa, Fig. 4 m l e, kommt dadurch zu Stande, dass sich zwischen Stäbchen, Zapfen und äussern Körnern eine anfangs zellarme, später zellfreie Zone ausbildet, in welcher die Kittsubstanz allein vorhanden ist.

Die äussere Körnerschicht ä k besteht in Fig. 4 aus in ca. 10—12 facher Mächtigkeit hintereinander gelegenen rundlichen, mit mehreren Kernkörperchen versehenen Kernen, mit ganz schmalem Protoplasmaleib, die sich von den Stäbchen- und Zapfeninnengliedern und von den innern Körnern sowohl durch ihre charakteristische Querstreifung, als auch durch ihre Helligkeit auszeichnen. Hat man die Härtungsflüssigkeit zu concentrirt genommen, so erhält man merkwürdigerweise sehr häufig Netzhäute, an denen die Färbung der äussern Körnerschicht grade umgekehrt stärker ist als die der Stäbchen und Zapfeninnenglieder und der innern Körner.

Mitten zwischen den hellen äussern Körnern kommen einzelne dunkle Elemente vor. Sie sind bei 6 Wochen alten Thieren nicht mehr zu finden.

Die Elemente des beim Kaninchen nur einzeiligen und immer sehr schlecht ausgebildeten Stratum intergranulosum sind zu dieser Zeit rundliche Körperchen von fast derselben Beschaffenheit wie die äusseren Körner. Nur liegen sie nicht so dicht aneinander und

sind noch etwas heller. Dies bewirkt hier ebenso wie in der membrana limitans externa, dass sie sich als hellerer Streifen markiren. Die innern Körner bilden eine 2—3fache Lage dunkler Elemente. In der Anlage des Neurospongium m s finden sich noch sehr spärliche Körner, theils heller theils dunkler Art x. Die Ganglienzellenschicht g liegt in einer feinen von den Radialfasern r f durchsetzten Zwischensubstanz, welche nach innen frei in der Schicht f zu Tage tritt. Letztere stösst an die in der vorhergehenden keinen Arbeit „Zur Anatomie des Auges" erwähnte Kittmasse z, von welcher sie sich durch etwas hellere Färbung auszeichnet. Die Kittmasse z wiederum ist mit der durch die quergeschnittenen Gefässe kenntlichen Glaskörpermasse g l festverbunden und trägt einige Rundzellen r.

Die Netzhaut eines 6 Wochen alten Kaninchens, Fig. 5 besteht ausser dem Tapetum A 1) und 2) aus den Stäbchen, Aussen- h g und Innengliedern s z, 3) der membrana limitans externa m l e, 4) der äusseren Körnerschicht ä k, 5) dem stratum intergranulosum, 6) einem membranartig verdichteten Streifen Kittsubstanz m t, der membrana fenestrata Krause's, 7) der inneren Körnerschicht i k, 8) einer ganz dünnen Grenzlinie, die die innere Körnerlage gegen die molekulare Substanz hin abgrenzt.

Dieser Streifen ist auch auf W. Müller's Durchschnitt durch die menschliche Retina angegeben, er möge „stria limitans granulosa interna" heissen st l g i, darauf folgt 9) die graue molekulare Substanz m s. An diese Schicht schliesst sich 10) die jetzt einfache Ganglienzellen-Lage g an. Der Beschluss macht wie in dem vorhergehenden Stadium 11) die auf dem Fig. 5 zu Grunde liegenden Präparate gerinnselartig erscheinende innere Begrenzungs-Masse f. Damit ist auch histologisch der Aufbau der Retina vollendet. Alles was an eigentlichen Retinaschichten existirt, ist somit unzweifelhaft Product des inneren Blattes der sekundären Augenblase, also ectodermaler Abkunft.

Von einer Betheiligung des Mesoderms bei dem Aufbau irgend eines specifischen Netzhaut-Bestandtheils, sei es der Körnerschicht, sei es der Neuroglia oder der Radialfasern, kann nicht die Rede sein. Ein Stück Kaninchen-Netzhaut, Fig. 5, kann betrachtet werden wie ein von der Natur geliefertes Isolations-Präparat der Retina des Menschen oder eines anderen stark vascularisirten Säugethierauges, aus der man sich alle bindegewebigen Gebilde künstlich entfernt denkt.

Die Retina des Kaninchens bleibt bekanntlich im grössten Theil des Augenumfanges durch das ganze Leben hindurch gefässlos. Nur an der Papille legen sich aussprossende Glaskörpergefässe in die Zwischenräume zwischen die Sehnervenfaserbündel hinein und vascularisiren diese Partie. Bei manchen Thieren — unter Andern bei den Amphibien — fehlt auch diese geringfügige Vascularisation; in diesem Falle stellt die Netzhaut ein ganz bindegewebsfreies, eigenthümlich geschichtetes rein epitheliales Gebilde dar. Bei solchen Thieren dagegen, bei denen wie beim Menschen im ganzen Netzhautumfange Gefässe vorhanden sind, gelangen dieselben durch die von H. Müller beschriebene Einsprossung aus der äussersten Glaskörper-Gefässlage in die Netzhaut hinein. Hierauf wird durch einen secundären Lymphspaltenbildungsprozess die ganze äusserste Glaskörperlamelle von der Oberfläche des corpus vitreum abgetrennt, und zur Netzhaut einbezogen. Somit hängt die Existenz einer inneren bindegewebigen Begrenzungsschicht der Netzhaut von zwei Prozessen ab: 1) von der Gefässeinsprossung, 2) von der sekundären Abspaltung der äussersten Glaskörperlamelle. (Siehe hierüber die vorhergehende Arbeit.)

Die soeben von der Netzhaut dargelegten entwicklungsgeschichtlichen Befunde genügen, um folgende zwei Fragen der Histologie zu entscheiden. 1) Ist die graue molekulare Grundsubstanz bindegewebiger oder nervöser Natur? 2) Haben die Körnerstraten des Centralnervensystems den Charakter von Inoblasten oder den Werth von Ganglienzellen? Beide Fragen müssen im Sinne der letzteren Alternative beantwortet werden. Schon allein der Befund an der Netzhaut genügt zu dieser Beantwortung. Ich bemerke aber ausdrücklich, dass ich das gesammte Centralnervensystem histiogenetisch untersucht habe und an allen Punkten zu derselben Entscheidung gelangt bin.

Oben in der einleitenden Literaturübersicht ist die Controverse erwähnt worden, die augenblicklich über die zweckmässigste Eintheilung der Netzhaut obschwebt. Da viele Netzhäute existiren, die wie bei den Amphibien niemals irgend welchen bindegewebigen Antheil in sich bergen, so bekräftigt auch die Entwickelungsgeschichte die Ansicht Henle's und Schwalbe's, dass die früher gebräuchliche Eintheilung der Netzhaut in einen bindegewebigen

und einen nervösen Abschnitt, zu verwerfen sei. Es bleibt mithin nur die von diesen beiden Autoren vorgeschlagene und von Krause l. c. und Müller l. c. acceptirte Eintheilungsmöglichkeit in einen epithelialen und einen cerebralen Antheil übrig. Nun lassen sich überall im Centralnervensystem histiogenetisch zwei strata, ein inneres und ein äusseres, als Generatoren der ganzen noch so komplicirten Gehirnwandung nachweisen. Die innere Lage liegt um den Centralcanal resp. um die Gehirnhöhle herum und entspricht der Hornschicht der Epidermis. Die äussere Lage correspondirt der Malpighischen Schicht der Oberhaut. Die innere lässt sich wiederum in zwei Unterabtheilungen entsprechend dem Stratum corneum und dem Stratum lucidum der Epidermis theilen, nämlich 1) in ein inneres einzeiliges Stratum — das Ependym des Centralcanals — und 2) in eine mehrzeilige davon nach aussen gelegene Zellschicht, die die allerverschiedensten Metamorphosen durchlaufen kann, deren Haupteigenschaft aber ist: die Rolando'sche gelatinöse Substanz zu liefern. Deshalb mag sie die Rolando'sche Schicht heissen. Am Auge entsprechen die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen der einzeiligen Ependymschicht des Centralcanals oder der Gehirnhöhle. Die Stäbchen und Zapfeninnenglieder dagegen sind als Homologa der Rolando'schen Schicht aufzufassen. Von dem äusseren Antheil der Gehirn- und Rückenmarksanlage gilt als gemeinsame Regel, dass derselbe von der Rolando'schen Schicht bis zu der ersten molekularen Substanzmasse reicht, auf welche man bei der Untersuchung von innen nach aussen gehend in einer beliebigen Gehirnpartie trifft. In der (menschlichen) Netzhaut wird diese erste molekulare Schicht durch die äussere granulirte Lage (Max Schultze's Zwischenkörnerschicht) repräsentirt. Beim Kaninchen fehlt dieselbe scheinbar, so dass man, wenn man nur dieses Thier kennen würde, leicht den äusseren Netzhauttheil bis zur inneren molekularen Schicht ms (der inneren granulirten Schicht Max Schultze's) zu rechnen geneigt sein könnte. Doch spricht gegen diese Auffassung 1) das Vorhandensein der membrana fenestrata, die wie eine fast vollständige Scheidewand den äusseren Netzhaut-Antheil von den übrigen mehr gegen den Glaskörper gelegenen Schichten allerdings mit Durchbrechung durch die Radialfasern trennt; 2) besitzt auch das Kaninchen ein wirkliches stratum intergranulosum. Wenngleich dasselbe sehr geringfügig ist und

nie molekular wird, sondern immer auf der in Fig. 5 abgebildeten embryonalen Stufe der Zusammensetzung aus Rundzellen beharrt, so ist es doch an gut gefärbten Präparaten ganz charakteristisch durch hellere Färbung von den äusseren Körnern unterschieden. Schon bei den nächsten Verwandten des Kaninchens, z. B. bei der Ratte, findet sich das stratum intergranulosum weit stärker ausgebildet. Da mus rattus ausserdem eine frühzeitig und stark ausgebildete membrana fenestrata besitzt, so eignet sich dieses Thier vorzüglich dazu die schichtenweise Eintheilung der Netzhaut zu demonstriren. Desshalb ist in Fig. G. ein einer neugeborenen Ratte entnommenes Präparat abgebildet. t ist wiederum das tapetum, p a h die primäre Augenblasenhöhle, l e d die Grenzcontur, h g die Schicht der Stäbchen- und Zapfenaussenglieder. (Letztere haben noch ihre Kerne und ihre Zellennatur bewahrt, trotzdem ihr Protoplasma schon einer Klärung unterlegen ist.) s + z bezeichnet die Schicht der Innenglieder der Stäbchen und Zapfen, m l e die membrana imitans externa, ä R die Schicht der äusseren Körner, st i die Zwischenkörnerschicht, m f die membrana fenestrata, i R die innere Körnerschicht, m s ist der Ort, wo sich die innere Molekularschicht anlegt, G die Ganglienzellenlage, f die innere faserig molekulare Begrenzungsmasse.

Wenn der äussere Netzhauttheil nur bis zum stratum intergranulosum reicht, so müssen alle davon nach innen gegen den Glaskörper gelegenen Schichten als etwas der Retina Eigenthümliches betrachtet werden, das sich in der übrigen Hirnrinde nicht an allen Punkten typisch wiederholt. Nun lässt sich nachweisen, dass, wo in einer Gehirnpartie eine Complication des Baues durch Auftreten nicht typischer Schichten zu Stande kömmt, dies histiogenetisch dadurch bewirkt wird, dass sich aussen auf die Anlage des äusseren (der Malpighi'schen Schicht entsprechenden) Stratums noch eine Zellschicht auflagert. So ist es z. B. am Riechkolben, an der Kleinhirnrinde u. s. w. Bei der Retina aber ist dies nicht der Fall. Bei ihr fehlt die accessorische Zellschicht. Es kommt vielmehr die Complication dadurch zu Stande, dass sich aus einer scheinbar einfachen und typischen Grundlage Fig. 1 allmälig von innen (vom Glaskörper her) nach aussen fortschreitend, zuerst die Ganglienzellenschicht, dann die innere Molekularlage, endlich die innere Körnerschicht herausdifferenzirt. Erst

nachdem dies geschehen, verfolgt die Netzhaut-Anlage denjenigen Gang der Entwicklung, den auch die übrigen Gehirnpartien einschlagen, und der für das ganze Centralnervensystem typisch ist.

Will man daher die Netzhaut mit der Hirnrinde vergleichen, so muss man einerseits von den inneren drei Schichten der Retina, da sie sich an der übrigen Hirnrinde nicht typisch wiederholen, Abstand nehmen, andererseits muss man berücksichtigen, dass unter dem, was die Lehrbücher unter fünfschichtigem Rindentypus nach Meynert verstehen, nur der äussere Antheil der cerebralen Bildungszellen gemeint ist, der von der molekularen Decke bis an die Stabkranzfaserung reicht. Die fünfschichtige Hirnrinde nach Meynert entspricht mithin an der Retina nur der äusseren Körnerschicht und der Zwischenkörnerschicht.

Die Netzhaut muss folgendermassen eingetheilt werden, wenn man sie mit der übrigen Hirnrinde parallelisiren will.

Eintheilung der Netzhaut.

Schichten, die sich im ganzen Centralnervensystem typisch widerholen	Inner. stratum d. Gehirnwandanl.	Homologon des Ependyms.	1) Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen.
		Homologon der Rolando'schen Zellsch.	2) Innenglieder der Stäbchen und Zapfen.
	Aeusseres stratum der Gehirnwandanlage.		3) Membrana limitans externa [1]) (stria limitans granulosa externa).
		Homologon der verschiedenen Zellstraten der Gehirnrinde.	4) Aeussere Körnerschicht.
		Homologon der grauen molekularen Decklamelle d. Gehirnrinde	5) Zwischen-Körnerschicht.

1) Anstatt dieses Namens möge der helle Trennungsstrich zwischen Stäbchen und Zapfen „stria limitans granulosa externa“ genannt werden.

Schichten, die sich nur an der Retina finden, sog. accessorische Schichten, sie lassen sich nur mit den accessor. Schichten am Riechkolben, am Cortischen Organ, am Kleinhirn etc. vergleichen; am grössten Theil des Gehirnumfanges fehlen sie.

6) **Membrana fenestrata**[1] **(stria intergranulosa).**

7) **Innere Körnerschicht.**

8) **Stria limitans granulosa interna.**

9) **Innere molekulare Schicht.**

10) **Ganglienzellenschicht.**

11) **Zusammenflusslinie der Radialfaserkegel**[2] **(stria perforata).**

12) **Nervenfaserschicht.**

Hierzu kommt noch beim Menschen und denjenigen Säugethieren, die eine überall vaskularisirte Retina haben, eine wirkliche bindegewebige, ursprünglich dem Glaskörper angehörige später secundär von ihm abgetrennte

13) **Membrana limitans interna.**

Sie ist dem indumentum externum cerebri et medullae spinalis homolog, repräsentirt also arachnoidea interna und pia zusammengenommen.

Es würde zu weit führen, die soeben erwähnten allgemeinen histiogenetischen Gesichtspunkte hier ausführlicher zu begründen. Nur der Orientirung wegen sollen ein paar besonders geeignete Beispiele ausgewählt werden, um daran einerseits die Homologie

---

1) Anstatt dieses Namens kann man die Bezeichnung: stria intergranulosa wählen.

2) Da dieselben eine durch die Axencylinderfortsätze der Ganglienzellen unterbrochene gleichsam gefensterte Membran bilden, so schlage ich für sie die Bezeichnung: stria perforata vor.

im Bau der äusseren Retinaschichten und der Hirnrinde, anderntheils die Zusammensetzung der ganzen Gehirnanlage aus einem inneren und einem äussern Stratum zu demonstriren. Was zuerst letzteren Punkt anbetrifft, so zeigt Fig. J einen Querschnitt durch das Halsmark eines Kaninchenembryo von circa 25mm Körperlänge. Auf demselben wird das innere stratum der Centralnervensystem-Anlage durch das von einer cuticula interna (c i) gegen den Centralcanal (c c) abgeschlossene Ependym (e) und durch die davon nach aussen gelegene Rolando'sche Schicht R S und S g R repräsentirt. Der äussere Antheil der Gehirnwandanlage wird dagegen durch die Zellen des Vorderhorns V H, des Hinterhorns H H und durch die die ganze Peripherie des Querschnittes Fig. J umgebende Anlage der Rückenmarksstränge dargestellt.

Die zweite der oben gezogenen Parallele (zwischen äussern Theil der Retinaschichten und der gesammten Hirnwand) soll durch Fig. H illustrirt werden. Dieselbe stellt einen Horizontal-Schnitt durch die mediale Fläche der Hirnrinde des erwachsenen Kaninchens dar. p ist die pia, aus der zahlreiche Gefässe in das Innere der Gehirnsubstanz einstrahlen, c. i. die cuticula-interna, welche das Ependym e gegen die laterale Ventrikelhöhle hin abgrenzt, b die Balkenformation, s t ein schräg getroffenes Stabkranzbündel zwischen Balkenoberfläche und Hirnrinde. Letztere besteht aus mannigfachen Zellstraten und einer äusseren molekularen Decklamelle m D. Der gewöhnliche Rindentypus des Kaninchens weist nach Stieda (Studien Zeitschr. f. w. Zool. XX. Band) ein äusseres ä z und ein inneres Zellstratum i z auf, die durch eine zellarme Schicht z a getrennt sind. In dieser Zusammensetzung hat die Rinde wenig Aehnlichkeit mit der entsprechenden Partie der Retina. Wenn man aber an dem Präparat Fig. H von dem vordern Rand v anfangend längs der medialen Hirnfläche m f nach dem Punkte i f fortschreitet, wo die incisura mediana beendigt ist, bemerkt man ein allmäliges Kleinerwerden der drei Zellstraten der Hirnrinde i z, z a und ä z. Endlich am Punkte i f fliessen sie zu einem einzigen Zellstratum u z zusammen. Vergleicht man jetzt diese Partie i f, die unzweifelhaft der übrigen Hirnrinde genetisch gleichwerthig ist, mit der entsprechenden Partie der Retina, so springt sofort die Homologie in die Augen. Am Punkte i f wie bei der Retina, wird die gesammte sonst so complicirt gebaute Hirnrinde durch ein inneres Zellstratum und eine äussere molekulare Schicht reprä-

sentirt; die Schicht u z der Fig. H entspricht der äusseren Körnerschicht ä k Fig. 5. Die Schicht m D der bei vielen Thieren ja auch molekular werdenden Zwischenkörnerschicht st i Fig. 5. Wenn in Fig. H die 4 Schichten m d, z a, ä z und i z (resp. die die drei letzteren Zellenlagen zusammengenommen gleichwerthige Schicht u z) den von dem äusseren — der Malpighi'schen Schleimschicht entsprechenden — Theil der Bildungszellen gelieferten Rindenbezirk repräsentiren, so stellt das einzeilige Ependymstadium e denjenigen Abschnitt dar, der aus dem Innern — der Hornschicht entsprechenden — Stratum der embryonalen Medullarröhre hervorgeht. Die Rolando'sche Schicht R s ist im Präparat, Fig. H, nur andeutungsweise an der vordern Umrandung der Ventrikelhöhle dicht unter dem Ependym vorhanden. An dieser Stelle lässt sich die Homologie mit dem nach aussen von der membrana limitans externa gelegenen Retinatheil leicht constatiren. Die Cuticula interna c i der Fig. H entspricht dem Grenzcontur l e der Fig. 4 oder der Fig. G. Das Ependymstratum e der Fig. H entspricht der Lage der Stäbchen und Zapfenaussenglieder h g Fig. 4 in Fig. G. Die Rolando'sche Schicht R s Fig. H entspricht den Stäbchen- und Zapfeninnengliedern s + z Fig. 4 und Fig. G.

Die letzte der 3 oben in der einleitenden Literatur-Uebersicht aufgeworfenen prinzipiellen Fragen lautete: Treten Opticus- oder Radialfasern aus dem nach innen von der membrana fenestrata gelegenen Netzhautabschnitt in den nach aussen davon befindlichen, oder bildet die gefensterte Haut eine vollständig trennende Scheidewand? Hierauf giebt die Entwicklungsgeschichte — zum mindesten was die Radialfasern anbetrifft — eine die erste Alternative bejahende Antwort. Zu der Zeit in der noch die einzelnen Körnerschichten nicht von einander getrennt, sondern in den Uranlagezellen der Retina gemeinsam enthalten sind Fig. 3 erstrecken sich die Längskittleisten zwischen je zwei Zellzeilen und die als Verdickungen in den Kittleisten auftretenden Radialfasern fast continuirlich durch die ganze Netzhaut hindurch. Sie sind im Embryo sogar relativ länger, als beim Erwachsenen, denn sie reichen bis in die Anlage der Stäbchen- und Zapfeninnenglieder hinein. Wenn später post partum die membrana fenestrata in Form einer horizontalen Verdickung in der Kittleiste zwischen innerer Körnerschicht und stratum intergranulosum auftritt, so kann sie natürlich den ab initio bestehenden Zusammenhang des äusseren

Endes der Radialfasern mit dem innern Ende nicht unterbrechen. Das was für die Radialfasern gilt, kann aber offenbar auch für die Sehnervenfasern Anspruch auf Richtigkeit haben. Embryologisch ist also die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Sehnervenfasern bis zu den Stäbchen und Zapfen resp. bis zu den äussern Körnern reichen, und dass erstere somit einen nervösen Endapparat darstellen.

Um gleich hier die Verhältnisse der Radialfasern zu erledigen, soll Folgendes bemerkt werden: Beim erwachsenen Kaninchen, Fig. 5, findet sich zwischen je zwei Längsreihen äusserer Körner immer je eine verdickte Längskittleiste, die von der membrana limitans externa bis zur membrana fenestrata reichte und als Fortsetzung resp. Verzweigung der nach innen von der gefensterten Haut gelegenen, weit gröberen und in weit grösseren Abständen stehenden eigentlichen Radialfasern zu betrachten ist. Letztere verzweigen sich oft schon in der innern Körnerschicht, auch weisen sie in dieser Schicht längsgestellte Kerne auf. Entwicklungsgeschichtlich habe ich über letztere Kerne nicht ins Klare kommen können, denn histiogenetisch sind die Radialfasern nur Verdickungen der Kittleisten und dürfen nicht den Werth wirklicher Zellen beanspruchen. Es lässt sich vorläufig, scheint es, die Sache nur dadurch erklären, dass sich die in der innern Körnerschicht wahrnehmbaren Zellkerne der Radialfasern den letztern secundär auflagern. Die Membrana limitans externa und die linea limitans granulosa interna sind — ebenso wie die membrana fenestrata — als den Radialfasern homologe Verdickungen der Substanz der Kittleisten aufzufassen. Sie unterscheiden sich von den Radialfasern nur dadurch, dass sie senkrecht auf die Richtung derselben gelagert sind.

Nach dieser allgemeinen Uebersicht über die Genesis der Netzhaut soll nun zur Besprechung der Evolution der einzelnen Schichten übergegangen und mit der Stäbchen- und Zapfenentwicklung begonnen werden.

Was die Aussenglieder anbetrifft, so ist über deren Genesis schon das Nöthige gesagt worden; es ist hier nur noch darauf aufmerksam zu machen, dass der zeitliche Ablauf der Metamorphose, durch welche die ursprünglich vollwerthigen Zellen der Aussengliederanlage zu den Kern- und Protoplasmalosen, hellglän-

zenden, definitiven Schüppchen werden, ein sehr verschiedener ist (Ratte — Kaninchen). Die Umwandlung geschieht offenbar so, dass zuerst das Protoplasma durch Verlust seiner Granula sich klärt, Fig. G, worauf zweitens auch der Kern homogen und hellglänzend wird. Der Klärungsprozess entspricht, wenn auch vielleicht nicht chemisch, so doch sicher morphologisch der Verhornung der Zellen des stratum corneum der Epidermis. Ein homologer Vorgang wiederholt sich an vielen Lokalitäten im Centralnervensystem, so z. B. beim Rückenmark, wo er zur Verkleinerung der ursprünglich sehr weiten innern Medullarhöhle und zur Bildung des definitiven Centralcanals führt. Dieser Vorgang soll durch die Figuren J und K illustrirt werden. Bei einem 25 mm langen Kaninchenembryo bietet ein Querschnitt durch die medulla spinalis in der Höhe des Halsmarkes folgendes Bild dar, Fig. J. Der Centralcanal c c erstreckt sich von dem Punkte c bis zu dem Punkte b als länglich schmaler, durch eine cuticula interna c i gegen das Ependym e abgegrenzter Hohlraum von relativ und absolut beträchtlicheren Dimensionen als beim Erwachsenen. In einem der Fig. J vorhergehenden Stadium, bei einem Kaninchenembryo von 10 mm Körperlänge, hat der Centralcanal c c sogar eine noch grössere Ausdehnung gehabt. Er hat sich damals von dem Punkte v bis zu dem Punkte y ausgedehnt. Noch in Fig. J erkennt man dies an der Beschaffenheit der zwischen den Punkten y b einerseits und c v andererseits gelegenen Massen. Damals bestand seine Wandung aus denselben Elementen, aus denen sie noch in Fig. J auf der mit Lumen versehenen Strecke c b besteht — nämlich aus einer mehrfachen Lage kernhaltiger Zellen. Letztere entspricht dem Ependym und der Rolando'schen Schicht zusammengenommen (also dem gesammten innern Antheil der Centralnervensystem-Anlage). Wie ist die Verkleinerung zu Stande gekommen? Die Ependymelemente und die nächst daran stossenden Zellen haben sich in den beiden Strecken g b und v c zuerst in ihrem Protoplasma geklärt; sind aber noch kernhaltig geblieben. Dann sind sie mit ihren innersten Enden zusammengetreten und indem die — sie nach innen abschliessende — cuticula interna beiderseitig verschmolz, hat sich an Stelle des ursprünglichen Lumens des Centralcanals die compacte Masse c v und y b herausgebildet. Die entsprechende Partie der Fig. J giebt bei starker Vergrösserung ein Bild wie Fig. K. c c ist wieder der Centralcanal, der sich vom Punkte b

bis zum Punkte c erstreckt. c i dessen cuticula interna, y b und c v deuten die beiden obliterirten Partien an. g k stellt den Querschnitt durch die Goll'schen Keilstränge, d die incisura medullae spinalis anterior sive inferior, v s die Vorderstränge dar. In der Strecke b y sind die Zellen schon vollständig zu kernlosen Schüppchen metamorphosirt. In der Strecke b v dagegen sind in den seitlichen Partien s p noch die Kerne erhalten. Auch sie werden später verschwinden und dann werden die umgewandelten und geklärten Ependymelemente Bildungen darstellen, die in Nichts von den homogenen hellglänzenden Stäbchen und Zapfenaussengliedern verschieden sind. Am Rückenmark hören übrigens die Metamorphosen der Ependymelemente in diesem Stadium noch nicht auf, sondern letztere bilden sich weiter zu homogenen hellglänzenden Hornfäden um, wie dies schon in Fig. K an der Partie m p begonnen hat und in der Partie y a und d v vollendet ist. Auch diese beiden äussersten Partien der Medianlinie haben in einem ganz frühen Stadium bei einem 3 mm langen Kaninchenembryo zum Centralcanal gehört, aber sehr früh auf demselben Wege wie das Stück y b und c v ihre ursprüngliche Beziehung zur Medullarhöhle eingebüsst.

Von den Innengliedern, zu deren Besprechung nunmehr übergegangen werden soll, giebt bekanntlich Max Schultze an, dass sie beim Kaninchen nur Stäbchen-, aber keine zapfenartigen Bildungen aufweisen. Dem wird von W. Krause widersprochen. Krause lehrt (Lehrbuch), dass bei den Nagern die Stäbchen- und Zapfeninnenglieder zwar fast gleich dick, die Aussenglieder fast gleich lang seien. Nichts destoweniger könne man doch Stäbchen deutlich von Zapfen sondern, denn es existire ein Unterschied in der Breite der einzelnen die äussere Körnerschicht durchsetzenden Fasern, je nachdem sie von einem Stäbchen oder von einem Zapfen ausstrahlen. Die breiten Fasern seien Zapfenfasern, die schmalen Stäbchenfasern. Der von W. Krause entdeckte Unterschied in der Breite der Sehzellenfasern ist höchst berücksichtigenswerth. Untersucht man eine erwachsene Kaninchen-Retina, so findet man immer mitten zwischen den übrigen Stäbchen Gebilde, die sich durch kleine schwer zu beschreibende Eigenthümlichkeiten von den übrigen unterscheiden. Die Vertheilung dieser Elemente macht ganz den Ein-

druck wie die Lokalisation des Zapfen im Auge des Menschen. Ferner lassen sich während der Entwicklung wirkliche Zapfen an der Kaninchenretina nachweisen. Ein ungefähr flaschenförmiges Gebilde, Fig. 4 b, mit kegelförmigem Aussengliede und buchtigem Innengliede besitzt an der Grenze beider Glieder ein kernartiges mit mehreren Kernkörperchen versehenes Kügelchen — das bekannte Zapfenellipsoid. Manchmal ist letzteres so gross, dass es fast das ganze Innenglied ausfüllt; dann besitzt es über der Mitte ein sehr grosses quer gerichtetes und dunkles Kernkörperchen, Fig. 4 b′. Ausserdem fand sich einmal ein kernähnliches Körperchen (ein sogenanntes Schwalbesches Zapfenoval) am innern Ende eines embryonalen Zapfens, Fig. 4b″. Bei neugebornen Thieren findet man Bildungen wie Fig. 4b und 4b′ häufig; schon bei 2 Monate alten, Fig. 5, sind sie verschwunden. Immerhin gestatten die Befunde Fig. 4b, 4b′, 4b″ sich folgendes Bild von der Genesis des Zapfeninnengliedes zu construiren. Wenn ein solches irgendwo im Auge entstehen soll, so bildet sich eine einzige (respective 2, siehe unten) Anlage-Zelle der Schicht s + z durch Aufblähung und Homogenisirung ihres protoplasmatischen Zellleibes zu einem flaschenförmigen Gebilde — dem Zapfeninnengliede, um. Der Kern wird je nachdem er ursprünglich näher am Aussengliede oder näher an der membrana limitans externa situirt gewesen war, entweder zum Zapfenellipsoid oder zum Zapfenoval. Da es auch Thiere giebt (Huhn nach Merkel), bei denen sich Zapfenoval und Zapfenellipsoid in einem Zapfeninnenglied vereinigt finden, so liegt die Vermuthung nahe, dass bei solchen Thieren je zwei Uranlagezellen der Schicht s + z zur Bildung eines Zapfeninnengliedes zusammentreten. Hierfür spricht auch die von Kölliker beschriebene Erscheinung, dass man den äussern, das Zapfenellipsoid enthaltenden Theil des Zapfeninnengliedes von der innern Abtheilung trennen könne. Diese Erscheinung beruht offenbar auf dem geringen Zusammenhang zwischen den beiden zur Bildung eines Zapfeninnengliedes zusammentretenden Rundzellen bei jugendlichen Thieren.

Man hat bis jetzt gewöhnlich je einen Zapfen mit dem seinem innern Ende aufsitzenden äussern Korn zusammengenommen, als einer einzigen Zelle (Farbenzelle) gleichwerthig erachtet. Diese Anschauung ist aus embryologischen Gründen nicht haltbar, es müssen vielmehr mindestens 2 (resp. drei) Zellen in die Zusammensetzung einer solchen Farbenzelle eingegangen sein.

Was die in den Zapfen mancher Wirbelthier-Klassen vorkommenden bald gefärbten, bald farblosen Oeltropfen anbetrifft, so sind dieselben mit der Fettbildung in den Talgdrüsenzellen zu parallelisiren, wie aus folgender Betrachtung hervorgeht. Die Talgdrüsen sind nicht wie bisher angenommen worden: Derivate der Malpighi'schen Schicht, sondern entstehen in dem stratum lucidum der Epidermis (siehe hierüber eine kleine Notiz über Tasthaare. Dieses Arch. Bd. XV. 1. Heft). Letzteres ist aber der die Zapfeninnenglieder bildenden Rolando'schen Schicht der Gehirnanlage gleichwerthig, kann also hier wie dort zur Fettausscheidung dienen.

Die Stäbcheninnenglieder, zu denen ich nunmehr übergehe, bilden sich in der Regel aus Verwachsung dreier hintereinander stehenden Bildungszellen der Schicht s + z. Die Zahl 3 scheint variiren zu können; es scheinen auch Stäbcheninnenglieder bald aus zwei, bald aus vier Zellen hervorzugehen. Fig. 4d zeigt ein solches in Bildung begriffenes Stäbchenglied vom neugebornen Thiere. An 6 Wochen alten Kaninchen, Fig. 5d, sind die drei die Stäbcheninnenglieder formirenden Bildungszellen zwar schon vollständig zu einem einfachen Stabe zusammengeflossen, aber man erkennt die Art und Weise der Bildung der letztern noch an drei leichten, rosenkranzförmigen Ausbuchtungen seiner Contur. In den Ausbuchtungen bemerkt man noch Andeutungen der ursprünglichen Kerne. In weiterer Metamorphose verschwinden die beiden am meisten nach innen gegen die membrana limitans externa gelegenen Kerne. Nur der äusserste an das Aussenglied stossende Kern bleibt als sogenannter linsenförmiger Körper Max Schultze's (empfindlicher Körper anderer Autoren) erhalten. Mithin ist letzterer dem Zapfenoval oder Zapfenellipsoid gleichwerthig. Die Bildung der Stäbcheninnenglieder ist erst mehrere Monate nach der Geburt vollendet.

So überraschend der Prozess der Stäbchen- und Zapfenbildung auch für den ersten Anblick scheinen mag, so verliert derselbe doch viel von seiner Sonderbarkeit, wenn man ihn mit den Prozessen vergleicht, die sich an den übrigen epidermoidalen Gebilden überall vor unseren Augen abspielen und die durch die Häufigkeit ihres Vorkommens für uns schon längst alles Fremdartige verloren haben. So findet die Bildung der Zapfeninnenglieder wohl am besten ihre Parallele in der Bildung der Nagelzellen oder in der eigenthümlichen Genesis der Linsenfasern.

Es giebt ausser der Retina noch eine Stelle im Centralnervensystem, an der sich eine Umformung der Zellen der Rolando-schen Schicht zu Gebilden, die den Zapfeninnengliedern ähnlich sind, wahrnehmen lässt. Diese Lokalität ist der sinus Rhomboidalis der Vögel. Ein Querschnitt durch das Rückenmark eines Huhnes an der Anlagestelle des sinus Rhomboidalis ungefähr im mittlern Drittel der Bebrütungszeit, bietet ein Bild dar, das nur in geringem Grade von dem Rückenmark des Kaninchenembryo's in Fig. J abweicht. Desshalb ist es nicht erst noch besonders abgezeichnet worden. Die Zellen der Rolando'schen Schicht R S liegen beim Hühnerembryo ebenso wie in Fig. J dicht nach aussen von dem Ependym e. Rolando'sche Zellschicht und Ependym sind ursprünglich gleich beschaffen und differenziren sich erst im Laufe der Entwicklung. Die Rolando'sche Schicht ist am vordern und seitlichen Umfange des Centralcanals nur in schmaler Lage vorhanden. Nach hinten dehnt sie sich mächtig aus und formirt hier zwei grosse halbmondförmige Massen S g B. Dieselben bilden sich beim Säugethier in die der hinteren Peripherie des Hinterhorns aufsitzende Substantia gelatinosa Rolando um. Am sinus Rhomboidalis der Vögel dagegen transformiren sie sich in grosse blasige kernhaltige Gebilde, die fast genau so beschaffen sind wie die in Fig. 4b, 4b' abgebildeten Zapfeninnenglieder und die mithin nicht wie bisher — (mit Ausnahme von Duval, Robins Journal d. l'anat. et phy. 1877) — stets geschehen ist, für Schleimgewebe erklärt werden dürfen.

Bis zur Geburt hängen die Stäbchen und Zapfen im ganzen Augenumfange continuirlich zusammen und es gelingt nicht sie in ihre einzelnen Individuen zu sondern. Wie kommt die Zerklüftung in einzelne Strahlen, die je einem Zapfen- oder Stäbchenterritorium entsprechen, zu Stande? In dieser Beziehung scheint mir die in Boll's bahnbrechender Retinaarbeit enthaltene Beobachtung von Wichtigkeit zu sein: „dass sich das Pigment des Tapetum je nach der einfallenden Lichtintensität verschieden verhalte" (Archiv f. Anat. und Physiol. von His-Braune Bd. 1). Boll giebt an, dass sich an beleuchteten Augen zwischen den einzelnen Stäbchen und Zapfen die bekannte Pigmentscheide mit Leichtigkeit nachweisen lasse, während

an unbelichteten Augen Zapfen- und Stäbchenaussenglieder vollständig von Pigment frei getroffen werden und das Pigment ganz in das Innere der Pigmentzellen zurückgekehrt ist. Boll erklärt diese Beobachtung dahin, dass durch das Licht die Pigmentzellen zur Aussendung von pigmentirten Fortsätzen bewogen werden, welche sich zwischen je 2 Zapfen und Stäbchen hineinerstrecken. Sollte die Beobachtung Boll's nicht genügen, um den Prozess der Zerklüftung des Zellsaumes h g und der Schicht s + z der Fig. 4 zu erklären? Denkt man sich nämlich einen ähnlichen Mechanismus der Aussendung und Wiedereinziehung der Pigmentzellenfortsätze vom Momente der Geburt resp. von dem der Augenöffnung an in Wirksamkeit, so kann offenbar dadurch die Trennung des ursprünglich zusammenhängenden homogenen Grenzsaumes h g in die einzelnen Aussengliederterritorien zu Stande kommen. Man hat nur nöthig sich die Pigmentzellenfortsätze nach Art kleiner Bohrer fortwährend in derselben Richtung und in demselben Punkte der Peripherie der Zapfen und Stäbchen angreifend, durch längere Wochen und Monate wirksam zu denken. Nachdem die Zerklüftung der Grenzschicht h g beendet ist, wird bei weiterem Fortschreiten des Prozesses auch die Schicht s + z auf dieselbe Art und Weise zerlegt. Die Pigmentstrahlen bohren sich in der weichen aus zusammengeflossenen Kittleisten bestehenden Grundmasse zwischen den einzelnen lineär angeordneten Körnerreihen der Schicht s + z immer weiter und weiter fortarbeitend ein, bis sie auf jene homogene Lage m l e, Fig. 4, stossen, welche als Anlage der limitans externa (Stria limitans granulosa externa) sich in diesem Stadium durch ihre Zellenarmuth und consekutive grössere Anhäufung von Kittleistengrundsubstanz auszeichnet. Auf diese Weise wird die ganze Schicht s + z in viele nebeneinander liegende cylindrische Abschnitte, die Innenglieder der Stäbchen, zerklüftet, Fig. 5. Jedes Innenglied besteht dann aus 3 (resp. 2—4) Körnern, die von einer gemeinsamen Cylinderschale heller homogener Kittleistengrundsubstanz umhüllt werden. Letztere bildet im späteren Leben die bekannten Faserkörbe der Innenglieder (nach Flesch, Würzburger Verhandl. 1876, besonders schön bei den Schlangen zu sehen).

Die soeben dargelegte Hypothese erklärt, warum die Ausbildung der Zapfen und Stäbchen immer erst einige Zeit nach der Geburt eintritt. Denn durch die Geburt resp. durch das Eröffnen der Augen ist erst die Möglichkeit für das Licht gegeben, in das

Auge einzudringen und die Pigmentzellen zur Aussendung von Fortsätzen zu bewegen.

Sollte nicht möglicherweise auch die bekannte Cannelirung der Stäbchen- und Zapfenaussenglieder durch die sich einbohrenden Pigmentschnüre bedingt werden? Letztere müssen offenbar in der ursprünglich weichen Kittmasse zwischen den Zellen der Grenzschicht, Fig. 4 h g, durch ihr gesetzmässiges Hin- und Herziehen Furchungen zurücklassen.

Es muss auch die Möglichkeit vorhanden sein, dass der beregte Zerklüftungsprozess an irgend einer Stelle nur partiell zu Stande kommt, indem er nicht ganz zwischen je 2 radiären Zellzeilen durchgreift, sondern nur das Aussen- und ein Stück des Innengliedes trennt. Wenn dieser Fall an Stellen eintritt, wo 2 Zapfen nebeneinander entstehen sollen, so muss dies offenbar zur Bildung eines Zwillingszapfens führen. Keineswegs sind letztere als sich theilende oder durch Sprossung entstandene Formen anzusehen. Der Umstand, dass immer nur Zwillingszapfen, nie Zwillingsstäbchen zu Stande kommen, erklärt sich dadurch, dass die für die Zapfen bestimmten Zellen der Lage s + z Fig. 4 tiefer liegen als die für die Stäbchen bestimmten (wie dies ja bekanntlich an dem Durchschnitt der Netzhaut noch beim Erwachsenen zu sehen ist).

Wenn die beregte Theorie richtig ist, so muss offenbar bei von Geburt an in absoluter Dunkelheit gehaltenen Kaninchen der Zellsaum h g und die Schicht s + z noch zu einer Zeit intakt und nicht in einzelnen Stäbchen- und Zapfenindividuen zerklüftet erscheinen, in welcher bei einem unter normalen Bedingungen aufwachsenden Thiere schon die Zapfen und Stäbchen vollständig ausgebildet sind. Ich habe bis jetzt dieses Experimentum crucis aus Mangel an passendem Material und geeigneten Vorrichtungen noch nicht anstellen können, bin aber dabei den Versuch zu machen und hoffe demnächst über den Erfolg desselben berichten zu können.

Jedenfalls stimmt die obige Hypothese sehr gut mit der Thatsache überein, dass die sog. blinden Wirbelthiere (Talpa, Spalax, Proteus anguineus, Amblyopsis) eine Retina aufweisen, die deutlich gesonderter und leicht von einander isolirbarer Stäbchen entbehrt.

Die Zerklüftung des Grenzsaumes (l e) der Schicht (h g) und der Schicht s + z hört an der Linie (m l e) auf. Die membrana limitans externa bezeichnet mithin den Punkt, bis zu welchem bei äusserster Lichtintensität sich die Pigmentzellenfortsätze einzubohren vermögen.

Was die äusseren Körner anbetrifft, zu deren Evolutionen nunmehr gegangen werden soll, so sind dieselben in Fig. 4 grösser wie diejenigen Rundzellen, welche zur Bildung der Stäbchen- und Zapfeninnenglieder-Anlage s + z zusammen treten. Sie besitzen fast keinen Protoplasmaleib. Derselbe ist vielmehr auf einen einfachen dunkeln, den Kern umgreifenden Contur reducirt. Der Kern ist ein heller kugelförmiger Körper mit stark ausgesprochener Querstreifung Fig. 4 e. Letztere entsteht durch 2—3 quergestellte Reihen lineärer dunkler Partikelchen (Kernkörperchen), die in verschiedener Höhe den Kern durchsetzen. Durch diesen als „Richten der Kernkörperchen" zu bezeichnenden Vorgang erhält der Kern in toto eine hellere Färbung, indem der von Kernkörperchen frei gewordene wasserklare Kernsaft jetzt mehr in den Vordergrund tritt. Allmälig vergrössert sich der Kern, schliesslich erfüllt er den ganzen Zellraum, so dass von dem ursprünglichen Protoplasma nur ein einfacher Contur übrig bleibt. Letzteren kann man selbst bei erwachsenen Thieren an Isolations-Präparaten der äusseren Körnerschicht noch immer nachweisen.

Gelegentlich will ich hier noch auf folgendes besondere Vorkommniss in der äusseren Körnerschicht aufmerksam machen. Ich habe mehrmals in der Kaninchenretina auf Schnittpräparaten, Fig. 5 e, Punkte gefunden, an denen die membrana limitans externa durchbrochen war; ein äusseres Korn schob sich in die so entstandene Lücke so weit vor, dass es direct an die primäre Augenblasenhöhle anstiess. Manchmal war es ganz nackt, in andern Fällen aber machte es den Eindruck, als wenn noch ein einem Aussengliede vergleichbares Stück homogener Substanz direct auf einem solchen äussersten die membrana limitans durchbohrenden Kern aufsitze, Fig. 5 e rechts. Ich bin nicht ganz sicher, ob die eben beschriebenen Befunde nicht Kunstprodukte sind, möglicherweise sind dieselben auf die Landolt-Emery'schen „kolbenförmigen Körper" zu beziehen.

Die innere Körnerschicht der erwachsenen Kaninchen-Retina ist in der Regel zweizeilig und besteht aus grossen schönen kernhaltigen, protoplasmareichen polygonalen Gebilden von sehr verschiedener Form, die man schon ihrer Dimensionen wegen füglich nicht Körner, sondern Ganglienzellen nennen sollte. Eine besondere Lage von Spongioblasten, wie sie W. Müller von der menschlichen Retina abzeichnet, lässt sich an der Kaninchen-Retina nicht nachweisen. Merkwürdig ist, dass die Zellen der innern Körnerschicht des Kaninchens bald eine grosse, bald eine geringe Aufnahmefähigkeit für Carmin besitzen. Meist ist die innere Zelllage dunkler gefärbt. In der Nähe der ora serrata wird die innere Körnerschicht einzeilig.

Die innere Molekular-Schicht besteht beim Erwachsenen aus strassenartig angeordneten Zügen einer hellen schleimigen Masse, in die feine Granula eingebettet sind und die rundliche, mit einer wasserklaren Flüssigkeit gefüllte und relativ sehr grosse Lücken zwischen sich lassen. Letztere entsprechen der Lage nach den Kernen der Bildungszellen, aus deren Metamorphose das Molekularstratum folgendermassen hervorgegangen ist. Die zu Generatoren der molekularen Schicht bestimmten Bildungszellen verlieren zuerst ihre Aufnahmefähigkeit für Carmin. Sie stellen helle blasse homogene, aber noch immer mit deutlichem Kern versehene Gebilde von etwas unklarem Contur dar, Fig. 3. Dann verwandelt sich ihr Zellleib dadurch in die molekulare Grundmasse, dass sich allerfeinste Bläschen einer ölartigen ganz hellen Flüssigkeit, eines dicht an das andere gelagert, in dem Zellprotoplasma ausscheiden. Zugleich verschwindet der Kern durch excessives Wachsthum einer anfangs sehr kleinen in ihm gelegenen Vacuole. Zwischen den Bläschen treten kleine dunkle Granula auf. Ebenso wie die Molekular-Schicht der Netzhaut, entsteht auch die der Hirnrinde aus einer Umwandlung embryonaler Bildungszellen. Noch an jungen Thieren ist an gewissen Territorien des Cerebrum der Aufbau der äussersten Schicht aus Zellindividuen nachweisbar, wenn man ganz minimale Stückchen der Kleinhirnrinde auf 24 Stunden in grosse Quantitäten von Osmiumsäure 1 : 1000 legt, und sie sodann in Glycerin untersucht, indem man sie durch vorsichtiges Erschüttern des Glycerintropfens, nach der von Rindfleisch angegebenen vortrefflichen Isolationsmethode in Partikelchen zerlegt

(Siehe hierüber meine Abhandlung zur Kenntniss des Bindegewebes im Centralnervensystem. Arch. für Psych. 1876.)

Die Abscheidung der grauen molekularen Schicht erfolgt beim Kaninchen in 2 Lagen, Fig. 5; die an die innere Körnerschicht anstossende ist die jüngere, desshalb ist sie dunkler gefärbt. Da nun (nach Fig. 3) 2 Zellzeilen zum Aufbau der molekularen Schicht des Kaninchens verwendet werden, so liegt die Vermuthung nahe, dass die an die äussere Körnerschicht stossende dunklere Hälfte der definitiven Molekularmasse aus der Metamorphose der äusseren Zellreihe der Schicht m s, Fig. 3, hervorgegangen ist, während die an die Ganglienzellenschicht stossende innere hellere Abtheilung der Molekularmasse, Fig. 5, der innern Zellreihe der Schicht m s, Fig. 3, entstammt. Wenn diese Vermuthung richtig ist, so sind wahrscheinlich bei denjenigen Thieren, bei denen die Molekular-Schicht aus mehr als 2 hintereinander folgenden Straten besteht (manche Vögel), so viel Zellen zum Aufbau verbraucht worden, als später abwechselnd helle und dunkle Lagen vorhanden sind. Bei denjenigen Thieren dagegen, bei denen nur eine einzige homogene nicht nach Straten geordnete Molekularschicht existirt, ist letztere vielleicht schon ursprünglich nur einzeilig angelegt. Bei dem Kaninchen verschwindet die Stratifizirung im späteren Leben zum Theil, doch lässt sich selbst am Erwachsenen dieselbe an gewissen Lokalitäten der Retina noch nachweisen. Bei der Ratte bildet sich der histologische Habitus der Molekularschicht erst post partum aus. Bis zur Geburt bleibt der zellige Habitus der Molekularschicht ebenso wie der der Stäbchen- und Zapfenaussenglieder erhalten.

Die Evolution der Ganglienzellenschicht beruht auf einer Vergrösserung des Zellkörpers der ursprünglich rundlichen Bildungszellen. Zugleich färben sich dieselben dunkler und bilden ihren charakteristischen doppeltkonturirten Kern aus. Von ihrer nach innen gegen den Glaskörper gerichteten Oberfläche sprosst erst in einer relativ spätern Periode des embryonalen Lebens der Axencylinderfortsatz aus.

Derselbe ist ursprünglich ohne Verbindung mit dem Gehirn. Seine Conjunction mit dem Centralnervensystem kommt im Auge selbst und zwar folgendermassen zu Stande.

Von allen Ganglienzellen der Retina erhalten die dicht an der Papille gelegenen, zuerst (bei einem circa 2 cm langen Ka-

ninchenembryo) ihre Axencylinderfortsätze. Zu derselben Zeit ist auch der Faserbelag des Augenblasenstiels vollendet. Zuerst ist letzterer bekanntlich ganz faserlos und stellt eine rein zellige Verbindung zwischen Netzhaut und Gehirn dar (Fig. A). Schon bei einem 1 cm langen Kaninchenembryo, Fig. L, beginnt der Augenblasenstiel sich mit einem Faserbelag zu versehen und dadurch zum Sehnerven zu werden. Zuerst erscheint die Nervenfasermasse an der untern Fläche des Chiasma nervi optici, Fig. L ch n o, in Form eines feinfaserigen zellenlosen Materials, das sich anfänglich nur bis zu dem das Ende des Chiasma bezeichnenden Punkte y, Fig. L, erstreckt. Schon bei 2 cm langen Thieren, Fig. B, sind die Sehnervenfasern bis an das Auge vorgedrungen, ja sie erstrecken sich sogar schon über die Papille hinaus bis an den Anfang der Papillarfalte. Vorläufig aber sind sie noch ganz ohne Verbindung mit den Ganglienzellen der Retina, da letztere ja in dem grössten Theil des Augenumfanges überhaupt noch gar keine Axencylinderfortsätze ausgebildet haben. Der Prozess der Verbindung der Axencylinderfortsätze der Ganglienzellen mit den Sehnervenfasern wird wesentlich durch den Ablauf der bekannten embryonalen Retinafaltungen beeinflusst. Letztere spielen sich in beiden Augen in identischer Weise ab. Dadurch wird bewirkt, dass im Allgemeinen homologe Punkte beider Netzhäute sich mit identischen Punkten der beiden Gehirnhemisphären verbinden. Da die Faltung der Netzhaut von der Papille anfangend längs des Augenumfanges nach dem Prinzip einer regelmässig fortschreitenden Wellenbewegung weiter wandert, wird allmählig jeder Punkt der Retina in einem gegebenen Momente der Augenentwickelung an der Papilla nervi optici vorübergeführt. In dem Augenblick, wo die Spitze einer Krümmung sich an der Papille vorüberschiebt, sprosst aus der grade an der Spitze gelegenen Ganglienzelle ein Axencylinderfortsatz heraus und verbindet sich mit der vom Gehirn kommenden Sehnervenfaser. Zur Zeit der Geburt ist bei den meisten Kaninchenembryonen der Prozess der Retinakrümmung noch nicht vollendet. Dies lässt vermuthen, dass auch noch nicht alle Partien der Retina mit den Sehnerven in Verbindung getreten sind. Gegenüber den neuen Angaben Golgi's, dass die Axencylinderfortsätze der Ganglienzellen der Retina gegen die Stäbchen und Zapfenschicht zu gerichtet seien, muss mit Entschiedenheit hervorgehoben werden, dass sich deutlich beim Ka-

ninchen grosse und dicke basale Axencylinderfortsätze direct in die Opticusfasermassen hinein verfolgen lassen. Auch lässt sich nachweisen, dass alle Opticusfasern in Ganglienzellen endigen. Somit tritt keine einzige Opticusfaser direct durch die Netzhaut hindurch.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXXVII.

Zur Histogenese der Retina.

Die Figuren 1—5 stellen 5 verschiedene Stadien der Netzhautentwicklung von Kaninchen dar. Die Figuren G—K repräsentiren andere zur Vergleichung herangezogene Gehirntheile resp. Netzhäute anderer Thiere (Fig. G).

Fig. L zeigt die erste Anlage des Sehnerven beim Kaninchen.

Fig. 1. Horizontalabschnitt durch die Retina eines Kaninchen-Embryo von 3—4 mm Körperlänge. Schieck Ocl. O. Obj. 9 à im. e. t.

l e äusserer Grenz-Contour, früher fälschlich für die membrana limitans externa gehalten.

y Dunkle Colloidkügelchen in den Uranlagezellen.

x Dunkle Uranlagezellen.

z Dreieckige Kittleisten-Verbreiterungen.

h g Helle Zellen.

y′ Colloidkügelchen mit feinen spitzen Ausläufern.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch die Retina eines Kaninchens von 5 mm Körperlänge. Schieck Ocl. O. Obj. 5 e. t.

t tapetum.

p ah primäre Augenblasenhöhle.

l e äussere Grenze der Stäbchen- und Zapfenaussenglieder, nicht limitans externa.

h g Stäbchen- und Zapfen-Aussenglieder.

u Uranlagezellen der Retina.

f Anlage der inneren molecularfasrigen Begrenzungs-Masse der Retina.

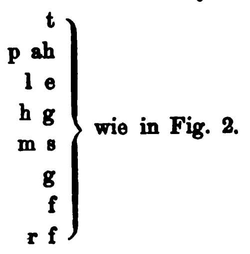
f′ Punkt wo letztere schon weiter in ihrer histologischen Differenzirung fortgeschritten ist.

Fig. 3. Horizontalschnitt durch die Retina eines Kaninchen von 2 cm Körperlänge. Schieck Ocl. O Obj. 9 à im. e. t.

t
p ah
l e
h g
u f } wie in der Fig. 1.

m s Anlage der innern granulirten Schicht Max Schultze's.
r f Retinafasern.
g Anlage der Ganglienzellen.

Fig. 4. Frontalschnitt durch die Retina eines neugeborenen Kaninchens. Schieck Ocl. O. Obj. 7 e. t.



s + z Stäbchen- und Zapfeninnenglieder.
m l e membrana limitans externa.
ä K äussere Körnerschicht.
st i Zwischenkörnerschicht.
i K innere Körnerschicht.
z Kittmasse zwischen Glaskörper gl und Retina.
z Rundzellen in der Kittmasse.
x verstreute Zellen in der innern granulirten Schicht, die noch nicht zu Molecular-Material metamorphosirt sind.

Fig. 5. Frontalschnitt durch die Retina eines 6 Wochen alten Kaninchen.
m f membrana fenestrata.
Schieck Ocl. O. Object. 9. à im. e. t.
st l g i stria limitans granulosa interna; die übrigen Buchstaben wie in den vorhergehenden Figuren.

Fig. 4b, 4b′, 4b″, verschiedene Formen embryonaler Zapfen aus der Retina eines neugeborenen Kaninchens. Schieck Ocl. O. Object. 9 à im. e. t.

Fig. 4e. Aeusseres Korn von neugebornen Kaninchen. Schieck Ocul. O. Obj. 9. à im. e. t.

Fig. 4d. Stäbchen aus der Retina eines neugeborenen Kaninchens. Fig. 5d dasselbe von einem 6 Wochen alten Thier. Fig. 5e Landolt-Emmery'sche Kolben (?) Schieck Ocl. O. Obj. 9.

Fig. g. Sagittalschnitt durch die Retina einer neugeborenen Ratte. Schieck Ocl. O. Obj. 9 à im. e. t. Buchstaben ebenso wie in Fig. 4a.

Fig. h. Horizontalschnitt durch die mediale Gehirnrinde eines erwachsenen Kaninchens.
v vorderer Rand.
m f medianer Rand.
m d moleculare Decklamelle.
z a mittlere zellenarme Schicht der Hirnrinde.
ä z äussere zellenreiche Schicht.
i z innere zellenreiche Schicht.

p pia et arachnoides.
i f Medianlinie, hinterer Endpunkt des mittleren Gehirneinschnittes.
u z Vereinigungspunkt der 3 Hirnschichten z a, ä z und i z.
b Balken.
c i cuticula interna. s t Stabkranzfaserung.
r s Rolandosche Zellschicht.
e Ependym.

Fig. i. Querschnitt durch das Halsmark eines Kaninchenembryo von 25 mm Körperlänge. Schieck Ocl. O. Object. 3 e. t.
y früherer hinterer Endpunkt des Centralkanals c c.
v früherer vorderer Endpunkt des Centralkanals c c.
sp g Spinalganglion.
v w vordere Wurzel.
h w hintere Wurzel.
ch Chorda.
b s Zwischenwirbelscheibe.
v h Vorderhorn.
c jetziger vorderer Endpunkt des Centralkanals.
b jetziger hinterer Endpunkt des Centralkanals.
r s Rolandosche Substanz.
e Ependym.
c i cuticula interna.
h h Hinterhorn.
s g r Substantia glat. Rolando.

Fig. k. Die mediale Partie der Fig. i bei stärkerer Vergrösserung. Schieck Ocl. O. Obj. 7 e. t.
G K Gollsche Keilstränge.
a hinterer Schliessungspunkt des Medullar-Rohrs.
y, b, c c, c, v, r s, e, c i wie in der vorhergehenden Figur.
z Massen, die in der Umwandlung zu Rolando'scher Substanz begriffen sind.
s p Partien der Rolando'schen Zell-Massen, die eine der Nagelbildung gleichwerthige Metamorphose erlitten haben.
m p Ausbildung von Faser-Massen in diesen Partien.
b bereits vollendete Faserung.
d vordere Rückenmarks-Incisur.
v s Vorderstränge.
p b Querdurchschnittene Faserstränge.
y i u. z y eigenthümlich metamorphosirte Rolando'sche Zellmassen.

Fig. l. Frontalschnitt durch einen Kaninchen-Embryo von 1 cm Körperlänge in der Höhe beider Augen a. Schieck Ocl. O. Object. 1 e. t.
f c falx cerebri.
th o thalamus opticus.

y Endpunkt, bis zu welchem sich die Sehnervenfaser-Massen vom Gehirn aus vorgeschoben haben.
m v mittlerer Ventrikel.
t c s p H transitorische Cerebrospinal-Höhle.
ch n o chiasma nervi optici.
i e Anlage des indumentum externum (pia et arachnoidea).
k s Knöcherne Schädelwand (Rathke'sche Balken).
h s Cutis.
E Epidermis.
g G Ganglion Gasseri.
ch Chorda.
sp g Spinal-Ganglien.
a bl Augenblasenstiel.

Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insecten.

Von

V. Graber,

Professor d. Zoologie a. d. Universität Czernowitz.

Mit einem Holzschnitt.

Bei einem zunächst für unser Insektenbuch gemachten Versuch, die Ergebnisse aller bisherigen embryologischen Studien an Insekten vergleichend zusammenzustellen und daraus allgemeinere auch für die Stammes-Entwickelung verwerthbare Gesetze abzuleiten, haben wir uns leider auf das Gründlichste überzeugt, dass das gegebene Material hiezu in keiner Weise geeignet ist, ganz abgesehen davon, dass eine Reihe der wichtigsten Fragen, wie z. B. die nach der Bildung der Keimblätter, der Bedeutung der Keimfaltung und dgl. bisher überhaupt noch wenig studirt sind.

Angesichts dieser Sachlage fühlten wir uns nun verpflichtet den Gegenstand selbst einmal in die Hand zu nehmen, und zwar mit jener Gründlichkeit, wie sie die Disciplin wohl verdient, auf welche wir unser ganzes morphologisches Lehrgebäude basiren wollen.

Was wir nun bei diesen äusserst mühsamen Arbeiten herausgebracht, werden die Fachgenossen seinerzeit aus dem betreffenden

Werke ersehen, das auch zum erstenmale eine grössere Anzahl von möglichst naturgetreuen Eidurchschnitten bringen wird.

Da sich aber voraussichtlich das Erscheinen dieser Arbeit länger verzögern wird, erlauben wir uns einige der wichtigsten thatsächlichen Ergebnisse zu weiterer Prüfung und Verwerthung hiemit vorauszuschicken.

I. Entstehung der Keim-(i. e. Embryonal-)zellen.

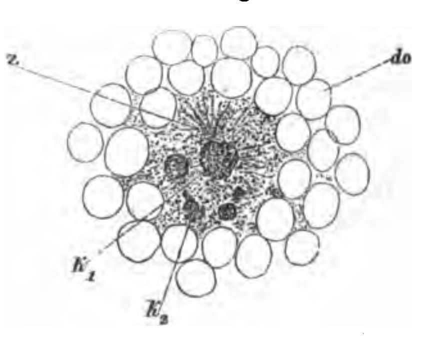
Bei verschiedenen Insekten (Lina, Pyrrhocoris, Schmetterlinge u. a.) fanden wir (an Schnitten) zu einer Zeit, wo das Blastoderm noch nicht angelegt ist, mehr im Centrum des Dotters eine Anzahl Zellen von ausgesprochen amöboidem Habitus, wahrscheinlich Theilungsprodukte des Keimbläschens.

Diese primären Embryonalzellen haben einen relativ sehr grossen Kern mit zahlreichen Kernkörperchen und ein kuchenartiges mit strahligen und oft netzartig verbundenen Fortsätzen versehenes Protoplasma. Anwendung von Pikro-Karmin, das die Kerne intensiv roth, und den Nahrungsdotter gelb färbt, lässt den Kernhof meist ungefärbt, so dass er sich von der Umgebung sehr scharf abhebt.

Manche dieser Nackt-Zellen stehen durch ihre pseudopodienartigen Ausläufer mit einander in Verbindung und bilden förmliche Netze, deren Maschenräume vom Dotter ausgefüllt werden.

Viele dieser Zellen, vergl. den beigegebenen Holzschnitt, befinden sich auch auf dem Stadium der Theilung.

Dieselben Amöboidzellen finden sich und zwar (an geeigneten Schnitten) bei allen Insekten, die wir anhaltend und mit der richtigen Methode darauf prüften, auch noch nach vollzogener Bildung der Keimhaut.



Innere Keimzelle von Lina tremulae (2. Tag) bei 1000facher Vergrösserung; do Dotterkügelchen, z netzartiges Protoplasma der Keimzelle, k_1 k_2 Kerne derselben im Zustand der Theilung.

Daraus und aus dem Umstande, dass genannte Zellen etwa keineswegs, wenigstens nicht alle, nachträglich in das Blastoderm aufgenommen werden, folgt,

dass ausser den peripherischen Keimzellen auch noch innere zu unterscheiden sind.

Diese letzteren vermehren sich in einem gewissen Stadium ungemein rasch. Man findet nämlich, ausgezeichnet schön bei Lina, ganze Gruppen grösserer und kleinerer (Theil-) Kerne eingebettet in grossen, oft weit verzweigten Protoplasma-Nestern.

Diese inneren Keimzellen entsprechen offenbar den zuerst von Zaddach deutlich abgebildeten Wanderzellen der Autoren; die bisherige Darstellung derselben ist aber eine völlig unzureichende.

Aus dem Nebeneinander-Bestehen von peripherischen und centralen Keimzellen folgt ferner, dass man bei Insekten nicht von einer „superficiellen" Furchung reden könne, da dieselbe, wenn man vom secundären Dotter absieht, sich mehr der totalen nähert.

II. Gastrula, Keimblätter.

Die Blastosphaera der Insekten besteht stets, auch bei den sog. endoblastischen Formen, denen Brandt, Metschnikoff u. A. einen mehrschichtigen Keimstreif zuschreiben, nur aus einer einzigen Schichte von Zellen.

Eine an das Gastrula-Stadium gewisser anderer Abtheilungen erinnernde „Embolie" der Blastula wurde bisher hinreichend bestimmt nur von Kowalewsky für Hydrophilus und gewisse Schmetterlinge konstatirt; wir fanden sie an unzweideutigen Querschnitten bei allen hierauf untersuchten Insekten. So bei Käfern: Lina, Melolontha, dann bei Musciden, ferner bei Orthopteren (Mantis) und endlich auch bei endoblastischen Kerfen (Pyrrhocoris und Corixa).

Auch bei den letzteren beginnt die Invagination an dem (hier hakig umgebogenen) Endtheil des Keimstreifs.

Bei den Musciden erreicht die Invagination einen so bedeutenden Umfang, dass man wirklich, wie bei einer typischen Gastrula, von einer Doppelblase reden kann.

Die für gewisse andere Thiergruppen gemachte Angabe, dass das Endoderm i. e. Sinn, d. i. das Darmdrüsenblatt, direkt aus dem eingestülpten Theil des Blastoderms hervorgienge, das übrige Binnengewebe (Mesoderm) aber als selbstständige Anlage am Rand des „Urmundes" (Properistom) entstände, hat auf Insekten keine Anwendung; hier sondert sich das Blastoderm zunächst nur in zwei Schichten, von denen wir die äussere, primäre als Exoderm, die

innere, secundäre, im Gegensatz zu diesem, als Endoderm im weiteren und eigentlichen Sinne bezeichnen.

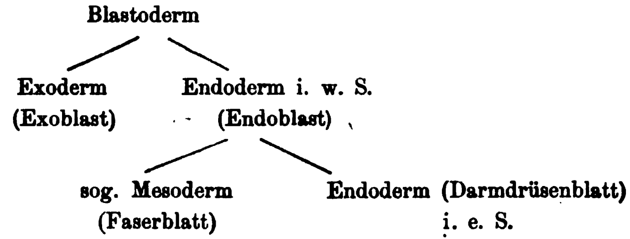
Die Bildung des Endoderms in diesem Sinne, wie sie von Kowalewsky für Hydrophilus beschrieben wurde, gilt im Wesentlichen auch für die übrigen Insecten.

Unter Verlängerung und darauf folgender Theilung der Zellen der Endoderm-Blase zerfällt dieselbe in ein dickes, dem Keimstreif aufliegendes Stratum von Zellen, das an der noch lange sich erhaltenden Einstülpungsöffnung am stärksten und steilsten ist, und einem Kratererguss ähnlich, gegen die Ränder des Keimstreifs successive abfällt.

Dabei ist keinerlei Schichtung wahrnehmbar. In der Mitte liegen 5 bis 7 Zellen und mehr übereinander.

Die Zellen dieses inneren Blattes (d. „Hypoblast") sind ferner alle vollkommen gleichartig, kugelig, aber durch den gegenseitigen Druck polyedrisch abgeflacht.

Das Endoderm der Autoren, desgleichen das Mesoderm, sind also tertiäre Differenzirungen nach folgendem Schema:



Die von Kowalewsky angegebene Bildungsweise des Darmepithels durch Umbiegung der Seitenränder des zweiten Blattes können wir bisher nicht bestätigen.

Bei Schmetterlingen, Käfern, Pyrrhocoris, Gryllotalpa u. A. erscheint das Darmdrüsenblatt zuerst und zwar ventral und lateral, als eine ungemein dünne Lage von ganz flachen, in der Profilansicht spindelförmigen Zellen.

Beim Lindenschwärmer fanden wir dann zunächst eine auffallende Verdickung dieser Wand an den Seiten, welche später gleichmässig auch auf die Ventral- und Dorsalseite fortschreitet.

III. Die inneren Keimzellen.

Exakte Untersuchungen bei Pyrrhocoris, Lina u. A. lehren, dass die inneren Embryonalzellen eine vom Blastoderm ganz unabhängige Entstehung haben.

Nichts destoweniger scheinen diesen primären Binnenzellen ganz ähnliche Gebilde, in einem späteren Stadium der Entwicklung auch aus dem Keimstreif, und zwar aus dem inneren Blatt desselben hervorzugehen.

Unmittelbar nach erfolgter Auflösung der Endodermblase erscheint nämlich (sehr schön beim Lindenschwärmer) der innere, dem Deutoplasma zugewandte Saum des zweiten Blattes mit zahlreichen in den Dotter vorspringenden Wucherungen besetzt.

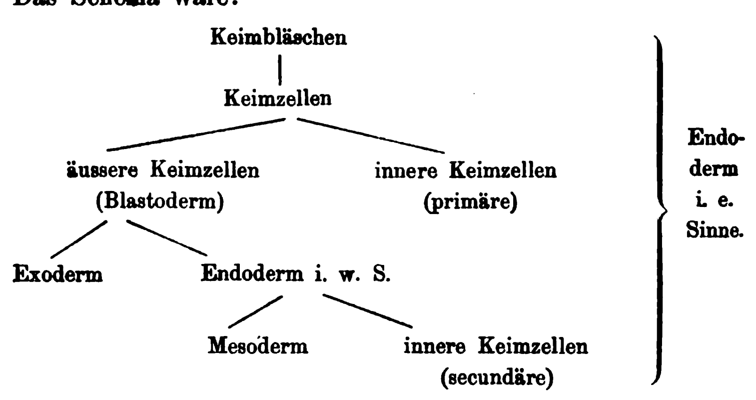
Die Zellen dieser Wucherungen gleichen z. Th. vollkommen jenen des Mutterlagers, nehmen aber, nach Massgabe ihrer Entfernung von demselben, allmählich das äusserst charakteristische Aussehen der Binnenzellen an.

Die Verhältnisse erinnern ganz und gar an die von Bobretzky für die Mauerassel angegebenen, nur haben diese Wanderzellen bei den Insekten einen ausgesprochen amöboiden Charakter.

Für diese unsere Auffassung, dass gewisse Binnenzellen aus dem zweiten Blatte hervorgehen, spricht ganz besonders der Umstand, dass dieselben, wenigstens zur angegebenen Zeit, in der unmittelbaren Nähe desselben viel zahlreicher als in weiterer Entfernung davon vorkommen.

Die inneren Keimzellen der Insekten hätten demnach im Gegensatz zu Bobretzky's, P. Mayer's u. A. Befunden einen doppelten Ursprung. Ein Theil entstände gleichzeitig mit dem Blastoderm, ein anderer erst secundär aus den Derivaten desselben.

Das Schema wäre:



Bei der Art der Untersuchung, an Schnitten, bleibt indess, nach unseren bisherigen Befunden, die Möglichkeit, dass sämmt-

liche im post-blastodermalen Stadium vorkommenden Binnenzellen aus dem Blastoderm (Endoblast) entstehen, keineswegs ganz ausgeschlossen.

Die Kerne der Binnenzellen sind auffallend, oft ums doppelte grösser als die der übrigen Keimzellen, wahrhaft riesig, aber spärlich, bei der Werre.

Ein mehr weniger strahliges Protoplasma ist bei entsprechender Behandlung und mit starken Systemen stets und in allen Stadien der Embryonalentwickelung nachzuweisen.

Trotz aller Bemühungen gelang es uns bisher nicht den unzweifelhaften Nachweis zu liefern, dass das Darmdrüsenepithel aus diesen Zellen hervorgehe, indessen zeigt die Art der Bildung des Blastoderms aus anfänglich gleichfalls im Dotter zerstreuten Elementen, so wie die oben erwähnte Beschaffenheit der Zellen des Darmepithels, dass die Entstehung der letzteren aus den in Rede stehenden Gebilden sehr wohl möglich ist.

Wichtig dünkt uns, dass vielfach (Lindenschwärmer, Lina) die im Nahrungsdotter zerstreuten Wanderzellen noch im vollkommen reifen Embryo und nach vollzogener Bildung des Mitteldarms, ja selbst noch am schon ausgeschlüpften Thier mit voller Sicherheit nachzuweisen sind.

Ein Theil wenigstens dieser inneren Keimzellen wird also sicherlich wenigstens während des Embryonallebens nicht direkt zum Aufbau des Thieres verwendet.

Aehnliche Wanderzellen fanden wir auch an Schnitten von Spinnen-Eiern, wo sie allem Anschein nach, den wirklichen aber erst im postembryonalen Zustand zur Differenzirung gelangenden Darmdrüsen- resp. Leber-Keim repräsentiren.

IV. Furchung des Deutoplasma.

Eine Klüftung des Dotters vor der Bildung des Blastoderms und etwa im Zusammenhang mit der Theilung der ersten Embryonalzelle konnten wir nirgends nachweisen.

Interessant ist aber die speziell bei Lina sowohl an Totalansichten als an Durchschnitten gemachte Beobachtung, dass die nach geschehener Keimstreifbildung beginnende Furchung zunächst nur einzelne inselartige Parthien des Dotters betrifft, wobei in jedem dieser Ballen eine Wanderzelle nachweisbar ist, und die Vermehrung der Dottersegmente offenbar Hand in Hand geht mit der Theilung der Binnenzellen. Uebrigens findet man nicht selten

auch Dotterballen, wie auch schon Zaddach beobachtete, mit zwei und mehr solcher Zellen, ohne dass jedoch eine nachträgliche Theilung derartiger Ballen nachweisbar wäre.

Die Deutoplasma-Segmentirung ist übrigens ein ziemlich nebensächlicher Vorgang, da selbst innerhalb kleinerer Abtheilungen, z. B. bei den Phryganiden, die einen (Mystacides) einen stets ungefurchten, andere dagegen (Phryganea grandis nach Zaddach) einen gefurchten Dotter besitzen.

V. Keimhüllen. Ventrale Blastoderm-Falten.

Bei allen von uns untersuchten Insekten differenzirt sich das Blastoderm in ein Keim- und in ein Hüllsegment, und entstehen an deren Grenze faltenartige Duplicaturen.

Dies gilt in gleicher Weise für die ecto- wie für die endoblastischen Insekten, bei welchen letzteren jedoch die blastodermalen Ventralfalten bisweilen nicht zur vollkommenen Vereinigung zu gelangen scheinen.

Nach stattgefundener Vereinigung dieser Falten bleiben die beiden Blätter derselben, wenigstens längs der Medianlinie fest verbunden (aufgehängter oder peripherischer Keim).

Ausgenommen sind nur die Schmetterlinge, bei welchen zwischen das äussere und innere Blatt der Ventralfalten in bald grösserer bald geringerer Ausdehnung Dotter eindringt (freier oder centraler Keim).

Die Flächenvergrösserung der Hüllzone resp. Hüllfalten und Hüllblätter geschieht bei verschiedenen Insekten und z. Th. auch in verschiedenen Stadien auf ungleiche Weise, nämlich theils durch Vergrösserung (Dehnung), theils durch Theilung oder Vermehrung ihrer Zellelemente, Verhältnisse, die noch gar nicht studirt sind.

Bei manchen Insekten (gewisse Falter) verharren die Plattenzellen der äusseren Embryonalhülle bis zu ihrem gänzlichen Schwunde auf dem Stadium der Zweitheilung.

VI. Dorsale Blastodermfalten. Schluss des Rückens.

Obgleich sich die Angaben früherer Untersucher, z. B. von Metschnikoff, Melnikow, Ganin, Dohrn u. A., betreffs der dorsalen Schliessung des Embryo und der dorsalen Ausbreitung der Keimhautfalten z. Th. als unrichtig erweisen, so scheinen doch

thatsächlich hierin selbst bei nahe verwandten Insekten ganz fundamentale Differenzen zu bestehen.

Als das einfachste, und allem Anschein nach auch am weitesten verbreitete Verhalten ist das zuerst von Kowalewski für die Biene und die Schmetterlinge angegebene zu betrachten.

Im Zusammenhang mit der Anlage der ventralen, den Keimstreif äusserlich umwachsenden Blastodermfalten entstehen hier, vom Ursprung der letzteren aus, innerliche oder negative Falten, die wir, da sie sich, unterhalb der Hüllzone, nach oben verlängern, als dorsale bezeichnen.

Das äussere Blatt dieser Dorsalfalten entspricht dem inneren der Ventralfalten und das innere der ersteren dem Exoderm des Keimstreifs, also der Leibeswandung des Embryo.

Indem diese Dorsalfalten, in analoger Weise wie die ventralen gegen einen am Rücken liegenden Punkt (Rückennabel) zusammenwachsen, wird einerseits die anfangs offene Anlage des Embryo und anderseits auch die demselben in seiner ganzen Ausdehnung folgende und mit den freien Rändern desselben verwachsene innere Hülle in einen rings geschlossenen Sack verwandelt, wobei der dorsale Abschluss der Leibeswandung (Exoderm) und jener der inneren Hülle gleichzeitig und am gleichen Orte erfolgt.

Dieser Vorgang wurde von uns Schritt für Schritt sowohl an Schnitten als an durchsichtigen Embryonen, insbesondere bei mehreren Käfern (Lina, Melolontha), dann bei Schmetterlingen, ferner auch bei Chironomus und bei Polistes auf das Bestimmteste nachgewiesen.

Bei allen genannten Insekten gibt es ein Stadium, in welchem nach vollständigem Schluss des Embryo-Rückens noch eine ringsgeschlossene zellige Innen- und Aussenhülle vorkommt. Zum sichern Nachweis beider Hüllen auf diesem Stadium und zwar an Quer- und Längsschnitten sind gewisse Tinctions- und Aufhellungsmittel so wie eine sorgsame und oftmalige Durchmusterung mit sehr starken Systemen unbedingt erforderlich. Das Vorhandensein der Innenhülle erkennt man meist nur aus einzelnen dem Exoderm von Stelle zu Stelle unmittelbar anliegenden (Spindel) Kernen, die besonders an gewissen unebenen Stellen der Körperwandung zu suchen sind.

Negativen Angaben in dieser Richtung, wenn sie sich nicht



auf die bezeichnete Untersuchungsmethode stützen, ist keinerlei Gewicht beizulegen.

Während bei allen anderen Insekten die Dorsalfalten den gesammten Dotter umwachsen, also unmittelbar unter der äusseren Hülle sich hinziehen, erfolgt bei den Schmetterlingen die Vereinigung der Dorsalfalten resp. der Rückennabelschluss nicht an der Oberfläche oder Peripherie, sondern im Innern des Dotters, so dass der Embryo ringsum von Dotter umgeben ist.

Die den Embryo von der Aussenhülle an der Bauchseite trennende schon von Anfang an dünne Dotterschichte schwindet aber sehr frühzeitig, während der Dotter an den Seiten und auf dem Rücken des Embryo allmählich von letzterem durch den Mund aufgenommen wird.

Der relativ frühzeitige Abschluss der Falterembryonen lässt sehr verschiedene Erklärungen zu. Vielleicht hat man es mit einer auf Verlängerung des Embryonallebens hinwirkenden und durch Massenzunahme des Nahrungsdotters ermöglichten und bedingten Anpassung zu thun.

Eine der Rückennabelbildung vorhergehende Abtrennung des Exoderms von der inneren Hülle und eine selbständige Schliessung beider Blätter der Dorsalfalten, wie sie nach Melnikow für ectoblastische Insekten allgemein bestehen soll, konnten wir nirgends konstatiren; speciell bei Chironomus und Phryganea dagegen auf das Bestimmteste erkennen, dass Leibeswand und Innenhülle stets im Zusammenhange bleiben.

Eine von der beschriebenen abweichende Art und Weise der Rückenschliessung bei einzelnen Insekten scheint mit eigenthümlichen Umgestaltungen der Hüllen zusammenzuhängen. Ueber diesen ausserordentlich schwierigen Punkt geben wir zunächst, z. Th. nach eigenen Beobachtungen, folgende Uebersicht:

A. Innere Hülle.

a. Allmähliche Absorption, wahrscheinlich bei den meisten ectoblastischen Insekten;
b. Zerreissen vor dem Schluss des Rückens und Zusammenziehung auf demselben (bei den endoblastischen Insekten?).
c. Zerreissen beim Ausschlüpfen aus dem Ei. Von uns bei Chironomus konstatirt.

B. Aeussere Hülle.

a. Zerreissen nach dem Schluss des Rückens, Zusammenziehung auf demselben und Absorption: Chironomus.

b. Zerreissen vor dem Schluss des Rückens und Zusammenziehung auf demselben: Mystacides.

Bei jenen Insekten nun, bei welchen sich die zerreissende Innen- oder Aussenhülle oder beide zugleich noch vor dem Schluss des Rückens auf dem Nabel zusammenzieht, sind hinsichtlich des endlichen Schicksals dieser Hüllenüberreste folgende zwei Fälle möglich:

Entweder werden die Hüllenreste von den Dorsalfalten resp. bei vorhergehendem Riss der Innenhülle, vom Exoderm des Keimstreifs überwachsen, der Rückenschluss geschieht also in der gewöhnlichen Weise, oder aber es kommt zu keiner vollständigen Verwachsung der Exoderm-Ränder, und die auf dieser offenen Stelle liegende Zellmasse der Hüllen ersetzt das noch fehlende.

Obgleich beiderlei Annahmen von vornherein, d. h. mit Rücksicht auf analoge Vorgänge, ganz eigenthümlich dastehen, sind sie schon im Hinblick auf manche andere thatsächliche Abweichungen in der Insekten-Embryogenese keineswegs unbedingt zu verwerfen, wie man sich überhaupt gerade auf diesem Gebiete vor jeder Schablonisirung zu hüten hat.

Eigene Anschauungen bei Phryganea sprechen aber durchaus nicht für die Dohrn'sche Auffassung der Umwachsung der dorsalen Hüllzellenreste, sondern mehr für die von Kowalewsky für Hydrophilus angegebene Einstückelung und nachträgliche Anlöthung am Exoderm.

Bei den endoblastischen Insekten (Pyrrhocoris) sind wir trotz der angestrengtesten Bemühungen noch zu keinem sichern Resultat gelangt.

VII. Neue (cuticulare) Keimhülle.

Die Hüllzone des Blastoderms scheidet nach erfolgter Vereinigung der Ventralfalten eine, namentlich an Schmetterling-Eiern, aber auch sonst (Pyrrhocoris z. B.) jedoch nur an feinen Schnitten nachweisbare Cuticula ab, welche bisher gänzlich übersehen wurde.

Diese blastodermale Cuticula ist eine vollkommen selbstständige Membran, da sie durch geeignete Behandlung auf grössere

Strecken von ihrer zelligen Matrix sich ablöst. In ihrem Aussehen erinnert sie an die Dotterhaut.

Diese Hülle entspricht aber keineswegs, wenigstens nicht vollständig, der sog. Blastoderm-Cuticula der Decapoden, da sie nicht vom primären Blastoderm, sondern erst von der sekundär daraus entstehenden äusseren Keimhülle abgesondert wird. Sie erhält sich fast bis zum Ende des Embryonallebens.

Auf einem gewissen Stadium hat man also bei den Insecten, von Aussen nach Innen, folgende ringsgeschlossene Ei- resp. Embryonalschichten zu unterscheiden.

Nr.	Schicht		
1.	Tertiäre Eihülle.	Ueberreste des Ovarialfollikelepithels.	
2.	Chorion, secund. Eihülle.	Cuticula „ „	
3.	Dotterhaut, primäre „	„ „ Eidotters.	
4.	cuticulare Keimhülle.	Cuticula der äusseren zelligen Keimhülle	Derivate des Blastoderm.
5.	äussere zellige Keimhülle		
6.	innere „ „		
7.	Exoderm	Embryo	
8.	Mesoderm		
9.	Endoderm		

Zwischen der Dotterhaut und der cuticularen Keimhülle einer- und zwischen der inneren Keimhülle und dem peripherischen Nahrungsdotter andererseits, findet man bei gewissen Insekten (Schmetterlinge, Carabus) einen Zwischenraum, der mit einer vom gewöhnlichen Dotter verschiedenen, aber von ihm abgesonderten Substanz erfüllt ist.

Czernowitz, 16. Juni 1878.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Date Due



